

Juillet 1979
Trimestriel

fascicule 2

BULLETIN D'ÉCOLOGIE

SOCIÉTÉ D'ÉCOLOGIE

Reconnue d'utilité publique par décret du 31 mars 1976

SECRÉTARIAT GÉNÉRAL

4, Avenue du Petit-Château
91800 BRUNOY, Essonne (France)

Publié avec le concours financier du Centre National de la Recherche Scientifique

Tome 10

BULLETIN D'ÉCOLOGIE

— Tome 10 - 1979 - n° 2 - Juillet —

SOMMAIRE

D. GILLON et Y. GILLON. — Distribution spatiale des principales espèces d'iules (Myriapodes, Diplopodes) dans une zone cultivée au Sénégal	83
D. GILLON et Y. GILLON. — Estimation du nombre et de la biomasse des iules (Myriapodes, Diplopodes) dans une zone cultivée au Sénégal	95
J.F. DURANTON, M. LAUNOIS, M.H. LAUNOIS-LUONG et M. LECOQ. — Les voies privilégiées de déplacement du criquet migrateur malgache en phase solitaire	107
M. BECKER. — Indices de climat lumineux combinant pente et exposition ..	125
T.W. LEE et G. LASSERRE. — Analyse de la structure et estimation du stock d'une population d'anguilles d'un réservoir à poissons du bassin d'Arcachon	139
Vie de la Société	147
Résumés de thèses	165
Analyses d'ouvrages	175

SUMMARY

D. GILLON, Y. GILLON. — Spatial distribution of the main millipeds species (Myriapoda, Diplopoda) in a cultivated zone of Senegal	83
D. GILLON, Y. GILLON. — Estimation of the number and the biomass of the millipeds (Myriapoda, Diplopoda) in a cultivated zone of Senegal	95
J.F. DURANTON, M. LAUNOIS, M.H. LAUNOIS-LUONG, M. LECOQ. — Privileged routes of displacement for the Malagasy migratory locust in his solitary phase	107
M. BECKER. — Light climate index integration slope and exposure	125
T.W. LEE, G. LASSERRE. — Age and length frequencies distribution and abundance of an eel population in the brackish fish pond of Arcachon bay	139
Activities of the Société d'Ecologie	147
Summary of these	165
Book review	175

DISTRIBUTION SPATIALE DES PRINCIPALES ESPÈCES D'IULES (MYRIAPODES DIPLOPODES) DANS UNE ZONE CULTIVÉE AU SÉNÉGAL

par Dominique GILLON et Yves GILLON *

O.R.S.T.O.M., Laboratoire de Zoologie Appliquée
B.P. 1386, Dakar, Sénégal

RÉSUMÉ

Au Sénégal, les Iules, d'un champ (13° 55 N et 15° 49 W) ont été échantillonnés d'août 1974 à juillet 1975, par 22 relevés de 4 m² de surface et de 30 à 80 cm de profondeur et dans une termitière sur 20 cm d'épaisseur en saison sèche.

6 espèces, dont une présente 2 formes morphologiquement différentes, constituent 7 populations distinctes : *Graphidostreptus tumuliporus*, *Peridontopyge conani*, *P. spinosissima*, *Haplothysanus chapellei* (p et G) *Syndesmogenus mimeuri*. Leur répartition dans le champ est hétérogène.

Il n'y a pas de peuplement caractéristique autour des souches et au pied des arbres car toutes les espèces se concentrent plus ou moins fortement dans ces biotopes. Par contre le peuplement de la couche superficielle de la termitière est constitué de quelques espèces seulement, mais très abondantes.

G. tumuliporus se concentre au pied des arbres et dans les termitières mais il est rare dans le reste du champ. *P. conani* et les 2 formes de *H. chapellei* sont 2 à 3 fois plus abondants sous les arbres qu'en plein champ et les individus y sont en moyenne plus grands. Les stades âgés de ces 3 populations se concentrent en saison sèche dans les termitières où leur densité est 10 à 30 fois plus grande qu'en plein champ et leur biomasse 40 à 90 fois plus grande. Par rapport aux densités en plein champ, les effectifs de *P. spinosissima* seraient 8 fois plus forts sous les arbres mais seulement 3 fois plus élevés autour des souches et dans les termitières.

P. rubescens et *S. mimeuri* sont très rares dans les termitières et 3 à 4 fois plus abondants sous les arbres qu'en plein champ.

En rapportant la densité des différentes populations à leur étendue dans chaque biotope on obtient une image globale du peuplement du champ. *P. rubescens* se révélant la population dominante, compterait pour 1/3 de la biomasse et de l'effectif total des Iules. *S. mimeuri* représenterait le 1/4 des Iules du champ mais une faible part de leur biomasse. *G. tumuliporus* au contraire, représenterait un effectif faible mais le 1/4 de la biomasse totale. *P. conani* fournirait, en poids comme en nombre, 15 % du peuplement. Les autres populations seraient accessoires ne représentant pas 10 % du peuplement en effectif et en biomasse.

Le champ nu serait le lieu où la majorité des Iules à l'exception des *G. tumuliporus*, passe la saison sèche. Le pied des arbres concentrerait la plupart des individus de *G. tumuliporus* et une grande part de la biomasse des autres populations. Les termitières rassembleraient l'essentiel de la biomasse de *G. tumuliporus* et une partie de la biomasse des 3 espèces qui colonisent aussi ce refuge.

Quant aux souches avec rejets, elles ne constituent pas des biotopes particulièrement attractifs ni des refuges car si les plus jeunes stades y sont un peu plus fréquents que dans le plein champ, l'inverse est observé pour les individus de grande taille.

* Adresse actuelle : Laboratoire d'Entomologie. Université de Paris-sud. 91405 Orsay, France.

SUMMARY

Spatial distribution of the main millipedes species (Myriapoda, Diplopoda) in a cultivated zone of Senegal.

In Senegal the Millipedes of a field (13° 55' N - 15° 49' W) were sampled from August 1974 to July 1975. 22 samples, each being a surface area of 4 m² and to a depth of 30-80 cm, were taken. Also included in the study were samples taken to a thickness of 20 cm on a termitary during the dry season.

6 species, one of which is in 2 morphological forms, make up 7 distinct populations: *Graphidostreptus tumuliporus*, *Peridontopyge conani*, *P. rubescens*, *P. spinosissima*, *Haplothysanus chapellei* (p and G) *Syndesmonogenus mimeuri*. Their distribution in the field is heterogeneous.

There is no characteristic population around the roots of shoots and under trees as all the species are more or less strongly concentrated in these biotopes. On the other hand the population of the superficial layer of the termitary is very abundant but composed of only a few species.

G. tumuliporus is concentrated at the bases of trees and in the termitaries but is rare in the field. *P. conani* and the 2 forms of *H. chapellei* are 2 to 3 times more abundant under the trees than in the open field and are of a larger average size. During the dry season, the older stages of these 3 populations are concentrated in the termitaries where their density is 10 to 30 times greater than in the open field and their biomass 40 to 90 times greater. In comparison with the densities in

the open field the numbers of *P. spinosissima* were 8 times greater under the trees but only 3 times greater around the roots of shoots and in the termitaries. *P. rubescens* and *S. mimeuri* are very rare in the termitaries and are 3 or 4 times more abundant under the trees than in the open.

Comparison of the density and distribution of the different populations in each biotope enables one to obtain a general picture of the field's population.

P. rubescens is shown to be the dominant population, accounting for 1/3 of the biomass and total numbers of Millipedes. *S. mimeuri* represents 1/4 of them in the field but only a small part of their biomass. *G. tumuliporus*, by contrast, is present in small numbers but represents 1/4 of the total biomass. *P. conani* provides, in weight as well as in number, 15 % of the population. The other populations are less important and only represent 10 % of the total in number and in biomass.

The majority of Millipedes, with the exception of *G. tumuliporus*, pass the dry season in the exposed field. The greater proportion of *G. tumuliporus* individuals and a large part of the biomass of the other populations is concentrated at the bases of trees. The termitaries contain the main part of the biomass of *G. tumuliporus* and a good proportion of the biomass of the other 3 species which also colonise this refuge.

Sprouting roots do not appear to be particularly attractive either as biotopes or as refuges as, although the younger individuals found there are slightly more numerous than those found in the field, the reverse is observed in the case of the individuals of large size.

Cette étude a été réalisée dans un champ des environs de la station ISRA de Darou, dans le Sine-Saloum à 13°55' Nord, 15°49' Ouest.

Les caractéristiques du sol et du climat ont été déjà décrites (GILLON et GILLON, 1979). Il faut retenir que le sol est très sableux, pauvre en éléments fins comme en matière organique, et que sa capacité de rétention d'eau est très faible. La saison des pluies dure de juillet à octobre et il tombe en moyenne de 700 à 1 000 mm d'eau chaque année. En 1974, la saison des pluies a été déficitaire (430,1 mm).

Le champ, d'un hectare environ, cultivé en ara-

chide pendant cette étude, contient 3 grandes termitières, probablement mortes, de *Macrotermes subhyalinus*, 4 arbres à l'ombre épaisse (1 *Parkia biglobosa* et 3 *Cordylia pinnata*) et une centaine de souches dont les rejets sont coupés au ras du sol avant chaque mise en culture puis une ou deux fois au cours de la croissance des arachides.

Le but de cette étude est de connaître la répartition des espèces dans les différents biotopes reconnus comme refuges (DEMANGE & MAURIÈS, 1975), et d'estimer leur densité dans le champ, ce que ne permettent pas les simples piégeages (GILLON et GILLON, 1976).

I. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

L'ÉCHANTILLONNAGE.

Ces 6 espèces principales sont un *Spirostreptidae*, *Graphidostreptus tumuliporus* et cinq *Odontopygidae* : *Peridontopyge rubescens*, *P. conani*, *P. spinosissima*, *Syndesmogenus mimeuri* et *Haplotysanus chapellei* dont il faut distinguer 2 formes, une petite (p) et une grande (G), différentes par la taille et le nombre de diplosegments depuis le premier stade jusqu'au stade adulte et présentant des gonopodes de tailles différentes mais de formes absolument identiques.

La biomasse de chaque espèce est obtenue en multipliant le nombre d'individus de chaque stade par le poids moyen frais à ce stade. Ce poids est défini par l'intermédiaire du diamètre moyen à chaque stade calculé sur un grand nombre d'individus conservés en alcool. Le poids (y) correspondant à ce diamètre (x) est donné par la relation, du type $y = ax^b$, établie à partir d'ieules vivants.

La technique des relevés quantitatifs a été déjà décrite en détail (GILLON et GILLON, 1979). Rappelons que tous les ieules sont récoltés sur une surface de 4 m² jusqu'à une profondeur variant de 30 à 80 cm selon les relevés.

22 relevés de 4 m² ont été effectués entre août 1974 et juillet 1975, à raison d'un par semaine pendant la saison des pluies et d'un par mois pendant la saison sèche, dans les principaux biotopes du champ : autour des souches, au pied des arbres et dans le champ nu (Tableau I).

Le peuplement d'une termitière a été échantillonné au mois de février par une autre technique, plus adaptée à sa forme, à la consistance très dure de la terre et à la concentration des ieules dans la couche superficielle — le 1/4 d'une termitière, soit une surface de plus de 7 m², a été quadrillé par carrés

TABLEAU I

Biotopes échantillonnés (dans le champ nu = C, autour d'une souche = S, au pied d'un arbre = A), profondeurs, dates, nombre d'individus de chaque espèce et poids frais dans chacun des 22 relevés de 4 m².

Biotope	C	A	C	C	S	C	A	C	C	C	C	S	C	C	C	C	S	C	A	A	C	A
Profondeur du relevé	30cm	30cm	30cm	30cm	30cm	30cm	40cm	40cm	40cm	40cm	40cm	50cm	50cm	70cm	70cm	70cm	70cm	80cm	80cm	70cm	70cm	70cm
Date du relevé	5/8	15/8	23/8	28/8	3/9	10/9	18/9	25/9	1/10	8/10	15/10	22/10	29/10	21/11	10/12	7/1	21/1	18/3	21/4	13/5	3/6	8/7
N° du relevé	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22
NOMBRE																						
<i>S. mimeuri</i>	40	38	12	8	23	6	16	10	5	9	14	9	2	32	14	7	22	24	71	50	23	76
<i>P. rubescens</i>	5	26	6	0	4	1	21	4	20	0	12	7	2	13	42	11	58	9	53	124	47	40
<i>P. conani</i>	10	22	8	6	7	2	11	3	2	3	2	8	14	36	20	2	25	6	38	10	5	55
<i>H. chapellei</i> (p)	23	5	10	7	11	8	10	8	4	2	4	11	1	10	11	7	15	4	37	9	4	17
<i>P. spinosissima</i>	5	15	1	4	6	2	13	3	0	2	3	14	1	6	4	0	11	10	60	24	3	22
<i>G. tumuliporus</i>	1	1	2	0	0	0	3	1	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	157	2	0	19
<i>H. chapellei</i> (G)	4	3	1	3	6	0	7	1	0	1	1	1	1	5	7	9	6	2	7	6	0	6
Autres espèces							1															
Total	88	110	40	28	57	19	82	30	31	17	36	50	21	102	98	36	137	55	424	225	82	235
POIDS en g																						
<i>S. mimeuri</i>	2,8	1,3	0,8	0,8	1,1	0,1	0,6	0,2	0,3	0,4	0,8	0,4	0,1	1,4	0,9	0,5	0,5	1,1	6,2	3,4	0,9	3,3
<i>P. rubescens</i>	7,7	46,0	8,2	0,7	1,4	22,2	2,5	9,0			7,1	1,7	0,1	10,3	9,9	3,9	2,9	2,7	41,6	42,9	2,8	21,8
<i>P. conani</i>	6,7	19,8	7,2	5,1	6,2	0,7	4,8	2,7	4,3	4,2	0,2	3,0	1,2	0,2	0,4	0,5	0,3	0,1	23,1	2,2	2,3	39,5
<i>H. chapellei</i> (p)	6,8	0,6	2,2	1,6	1,1	3,0	2,0	0,8	1,1	0,1	0,2	1,8	0,3	1,4	0,5	0,3	0,7	0,6	13,6	2,0	0,2	3,1
<i>P. spinosissima</i>	0,3	3,6	0,1	1,3	2,6	0,4	7,1	0,1		0,1	0,3	1,3	0,2	1,5	0,6		1,2	0,6	16,3	8,8	0,2	4,5
<i>G. tumuliporus</i>	8,6	0,1	8,6				0,3	2,3											41,2	0,4		18,3
<i>H. chapellei</i> (G)	3,2	3,6	0,1	1,9	4,4		1,4	1,2		0,4	0,1	0,1	0,4	0,1	0,2	0,3	0,1	0,1	1,8	0,7		2,1
Autres espèces							0,1												1,0			
Total	36,1	75,0	27,2	10,7	16,1	5,6	38,5	9,8	14,7	5,2	8,7	8,3	2,3	14,9	12,5	5,5	5,7	5,2	144,8	60,4	6,4	92,6

de 15 par 15 cm sur 20 cm d'épaisseur et tous les iules en ont été extraits en cassant les « cubes » à la masse un par un et en les émiettant.

II. — LE PEUPLEMENT DES DIVERS BIOTOPES

1. DANS LE CHAMP, LOIN DES TERMITIÈRES.

Nous avons déjà montré que dans l'ensemble les iules étaient en moyenne 4 fois plus nombreux sous les arbres et presque 2 fois plus nombreux autour des souches qu'en plein champ (GILLON et GILLON, 1979). Nous cherchons maintenant à déterminer si les concentrations dans ces biotopes sont dues à certaines espèces. Dans ce cas, les peuplements sous les arbres et autour des souches seront différents de celui trouvé en plein champ ; ce qui peut

être analysé en comparant les échantillons deux à deux.

Les coefficients de corrélation entre les 2 relevés de 4 m² calculés en comparant l'abondance des 7 populations principales montrent que la composition spécifique est très variable selon les relevés car les corrélations varient de + 0,99 à — 0,55.

Le dendrogramme de ces corrélations fait apparaître 4 groupes constitués de relevés réunis par des coefficients significatifs au seuil 0,05 et 3 relevés isolés par leur composition spécifique particulière (fig. 1).

Le groupe le plus nombreux réunit 7 relevés où *S. mimeuri* est en général prédominant et la petite forme de *H. chapellei* est abondante, mais où *P. rubescens* est rare ou absent. On y trouve un relevé autour d'une souche (n° 5) et des relevés en plein champ (n° 1, 3, 4, 6, 8 et 10), tous faits en saison des pluies.

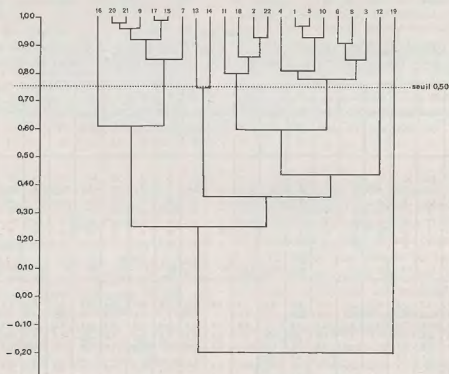


FIG. 1. — Dendrogramme des relations entre les populations d'Iules de 22 relevés de 4 m² dans une zone cultivée.

Un autre groupe, assez proche, est constitué de 4 relevés où *S. mimeuri* est également dominant, mais *P. rubescens* est bien représenté : 2 relevés sous arbre (n° 2 et 22) et 2 relevés en plein champ (n° 11 et 18).

Un couple réunit 2 relevés en plein champ (n° 13 et 14) caractérisés par la prédominance de *P. conani*.

Enfin un dernier groupe rassemble les 6 relevés où *P. rubescens* est l'espèce dominante et *S. mimeuri* bien représenté : 2 relevés sous arbre (n° 7 et 20), un relevé fait autour d'une souche (n° 17) et 3 relevés de plein champ (n° 9, 15 et 21).

En dehors de ces 4 groupes, 3 relevés sont isolés.

— Le n° 16, en plein champ, se rattache au dernier groupe par la prédominance de *P. rubescens*, mais s'en distingue par l'importance de la grande forme de *H. chapeliei*.

— Le n° 12, effectué autour d'une souche en saison des pluies, se distingue par la prédominance de *P. spinosissima* ; il se rattache aux deux premiers groupes par l'importance de *S. mimeuri* et *H. chapeliei* (p.).

— Enfin le n° 19, à l'est d'un pied de *C. pinnata*, très différent de tous les autres relevés, est unique par sa richesse en *G. tumuliporus* et en *P. spinosissima*.

Il apparaît nettement que les relevés ne se groupent pas selon leur position par rapport aux arbres et aux souches. Il n'y a donc pas de peuplement caractéristique dans ces divers biotopes. Dans l'ensemble, les Iules sont attirés par le pied des arbres et, bien plus faiblement, par les souches.

2. LE PEUPLEMENT D'UNE TERMITIÈRE.

Echantillonné par une technique particulière, le peuplement de la termitière est étudié à part.

On a déjà montré que la termitière abrite en saison sèche, dans sa couche superficielle, des densités d'Iules 10 fois plus grandes qu'en plein champ (GILLON et GILLON, 1979).

Dans la zone sommitale de la termitière, marquée par des orifices d'Iules, on trouve une très forte concentration de *G. tumuliporus*, qui est l'espèce largement dominante tant en poids qu'en nombre, et de grandes densités de *P. conani* et *H. chapeliei* (p.). Ces 3 espèces atteignent, là, des densités beaucoup plus importantes que dans le reste du champ (Tableau II). Toutes les autres espèces sont rares.

Dans la zone moyenne, les *P. conani* et *H. chapeliei* (G) sont respectivement 2 et 3 fois plus nombreux que dans la zone sommitale. Par contre *H.*

TABLEAU II
Nombre par m² (N) et poids frais en grammes par m² (P) des différentes espèces dans les 20 premiers centimètres des trois zones d'une termitière.

	Zone sommitale		Zone moyenne		Zone périphérique	
	N	P	N	P	N	P
<i>Graphidostreptus tumuliporus</i>	267,5	623,0	8,5	10,9	—	—
<i>Haplothysanus chapeliei</i> (p)	44,4	20,6	24,4	10,7	1,3	0,5
<i>Peridontopyge conani</i>	39,3	38,9	69,5	68,0	4,7	2,8
<i>Haplothysanus chapeliei</i> (G)	2,6	3,5	8,1	9,4	1,0	1,5
<i>Peridontopyge spinosissima</i>	1,7	0,3	3,4	1,8	—	—
<i>Syndesmogenus mimeuri</i>	1,7	0,2	1,0	0,1	0,3	0,1
<i>Peridontopyge rubescens</i>	1,7	4,7	0,3	0,2	—	—
Autres espèces	—	—	0,3	0,3	—	—
Total	358,9	691,2	115,5	101,4	7,3	4,9

chapellei (p) est 2 fois moins abondant et *G. tumuliporus* est encore présent mais 30 fois moins abondant qu'au sommet. *S. mimeuri*, *P. rubescens* et *P. spinosissima* restent rares. Le peuplement de la zone moyenne est caractérisé par la prédominance de *P. conani* et l'abondance encore grande de *H. chapellei* (p).

Dans la zone périphérique, située en dehors de la termitière proprement dite, mais constituée par le sol érodé de celle-ci, quelques espèces seulement sont présentes. Ce sont principalement les plus abondantes de la zone moyenne.

Le niveau supérieur du sol de la termitière proprement dite est donc un biotope de refuge pendant la saison sèche pour *G. tumuliporus*, *P. conani* et les deux formes de *H. chapellei*.

Le sommet attire tout spécialement *G. tumuliporus*, qui se concentre presque exclusivement dans cette partie de la termitière et la petite forme de *H. chapellei*. C'est par contre la zone moyenne de la termitière où *P. conani* et la grande forme de *H. chapellei* se rassemblent le plus fortement.

La termitière est bien moins attractive pour *P. spinosissima* et semble même ne pas convenir à *S. mimeuri* et *P. rubescens*.

III. — RÉPARTITION DES ESPÈCES

Bien que l'abondance relative des espèces dans les différents biotopes ne permette pas de définir un peuplement particulier de chacun d'eux, et bien que les corrélations soient toutes positives entre les populations des 7 espèces définies par les 21 échantillons (Tableau III), il n'en reste pas moins que les rapports de densité entre biotopes sont particuliers à chaque espèce et que les corrélations entre espèces sont loin d'être identiques. Elles varient de + 0,25 (*G. tumuliporus* et *P. rubescens*) à + 0,88 (*G. tumuliporus* et *P. spinosissima*).

Les espèces sont présentées suivant leur taux de concentration dans les divers biotopes.

Graphidostreptus tumuliporus.

Cette espèce a une répartition extrêmement hétérogène. Dans les relevés de 4 m², sa variance est 132 fois plus grande que sa densité moyenne par relevé.

Rare en plein champ, on ne le trouve que dans 3 relevés sur 14 et uniquement sous la forme de quelques individus, en général de grande taille, pendant la saison des pluies.

G. tumuliporus n'a jamais été récolté autour des souches.

Cette espèce est, par contre, toujours présente sous les arbres, mais en densités variables : 39 individus par m² pour un poids de 36 grammes dans le relevé effectué à l'Est d'un tronc (n° 19) et de 0,25 à 5 individus par m² soit un poids variant de 25 mg à 5 g/m² dans les autres relevés. Ce sont essentiellement des jeunes de petite taille qui se trouvent sous les arbres.

G. tumuliporus se concentre en saison sèche dans les termitières, essentiellement à leur sommet. Leur nombre (82/m²) est, dans ces biotopes, 9 fois plus grand que sous les arbres et leur biomasse (185 g/m²) est 60 fois plus élevée. Les individus y ont, en moyenne, un poids (2,25 g) intermédiaire entre celui des quelques individus trouvés en plein champ (4,88 g) pendant la saison des pluies et les jeunes rassemblés au pied des arbres (0,33 g).

Peridontopyge conani.

Hors des termitières, *P. conani* a une distribution assez hétérogène, sa variance est 15 fois plus grande que sa moyenne par relevé. *P. conani* est présent dans tous les relevés, mais sa densité varie de 0,5 à 14 individus par m², et sa biomasse de 25 mg à 10 g/m².

Les relevés ne montrent une influence constante des arbres et des souches ni sur la densité ni sur le poids de cette espèce. En moyenne cependant, *P. conani* est 3 fois plus abondant sous les arbres qu'en plein champ : 6,8/m² au lieu de 2,1/m². Exprimée en poids, la différence est encore plus grande car

TABLEAU III

Coefficients de corrélation entre les sept populations principales d'Ioules.
Les coefficients en italiques sont significatifs au seuil 0,05.

	G.t.	P.s.	H.c.p.	S.m.	P.c.	H.c.G.	P.r.
<i>Graphidostreptus tumuliporus</i>	1,00	0,88	0,79	0,59	0,47	0,30	0,25
<i>Peridotomyge spinosissima</i>		1,00	0,77	0,79	0,60	0,43	0,52
<i>Haplothyasus chapeliei</i> (p)			1,00	0,69	0,57	0,51	0,27
<i>Syndesmonus mimeuri</i>				1,00	0,78	0,46	0,56
<i>Peridotomyge conani</i>					1,00	0,48	0,33
<i>Haplothyasus chapeliei</i> (G)						1,00	0,41
<i>Peridotomyge rubescens</i>							1,00

les individus sont en moyenne 2 fois plus gros sous les arbres qu'en plein champ : respectivement 0,66 et 0,30 g par individu.

Cette espèce se concentre dans les termitières en saison sèche, surtout dans leur zone moyenne. Sa densité dans ces refuges est de 61/m² : 30 fois plus qu'en plein champ. Exprimée en biomasse, la concentration est même 93 fois plus grande car ce sont exclusivement des individus de grande taille qui se rassemblent dans les termitières, leur poids moyen y est 3 fois plus élevé qu'en plein champ.

Haplothyasus chapeliei petite forme.

Hors des termitières, la distribution des individus est, comparée à celle des autres populations, assez homogène puisque la variance n'est que 6 fois supé-

rieure à la moyenne par relevé. Cette espèce est en effet présente dans tous les relevés, sa densité varie de 0,25 à 9 individus par m², soit un poids de 25 mg à 3,4 g/m².

En moyenne, les effectifs de *H. chapeliei* (p) sont deux fois plus abondants, et les biomasses trois fois plus fortes, sous les arbres qu'en plein champ : respectivement 4 et 2 individus/m² pour 1,07 et 0,34 g/m². Cette concentration sous les arbres n'est pas constante, mais elle peut aussi être bien plus importante, comme au relevé n° 19 (Tab. I).

Autour des souches, les individus de cette forme sont en moyenne un peu plus nombreux qu'en plein champ, mais de plus petite taille (Tab. IV).

En saison sèche, les *H. chapeliei* (p) se concentrent dans les termitières, surtout à leur sommet. Leur densité (30/m²) y est 17 fois plus grande qu'en

TABLEAU IV

Densités moyenne en nombre et en poids, et poids moyen frais individuel, des sept principales populations d'Ioules dans les différents biotopes du champ : en plein champ (C), autour des souches (S), au pied des arbres (A) et dans la couche superficielle de la partie sommitale et moyenne d'une termitière (T).

	Nombre/m ²				Poids en g/m ²				Poids moyen individuel en g			
	C	S	A	T	C	S	A	T	C	S	A	T
<i>Graphidostreptus tumuliporus</i>	0,1	—	9,1	82,0	0,35	—	3,01	184,75	4,88	—	0,33	2,25
<i>Peridotomyge spinosissima</i>	0,8	2,6	6,7	2,9	0,10	0,42	2,01	1,37	0,13	0,16	0,30	0,47
<i>Haplothyasus chapeliei</i> (p)	1,8	3,1	3,9	30,1	0,34	0,30	1,07	13,47	0,19	0,10	0,27	0,45
<i>Syndesmonus mimeuri</i>	3,7	4,5	12,6	1,2	0,20	0,17	0,75	0,13	0,05	0,04	0,06	0,11
<i>Peridotomyge conani</i>	2,1	3,3	6,8	60,9	0,64	0,79	4,47	59,69	0,30	0,24	0,66	0,98
<i>Haplothyasus chapeliei</i> (G)	0,6	1,1	1,5	6,6	0,14	0,38	0,48	7,69	0,22	0,35	0,33	1,17
<i>Peridotomyge rubescens</i>	3,1	5,8	13,2	0,7	1,17	0,44	8,73	1,46	0,38	0,08	0,66	2,01

plein champ. Dans ces refuges leur biomasse ($13,5 \text{ g/m}^2$) est 40 fois plus importante qu'en plein champ, car les individus y sont de grande taille ($0,45 \text{ g/individu}$).

Haplothysanus chapeliei grande forme.

Hors des termitières, c'est la population des *H. chapeliei* (G) qui a la répartition la plus homogène, la variance n'est que 2 fois plus grande que la moyenne par relevé. Absente de 3 relevés en plein champ, sa densité reste toujours faible, ne dépassant pas 2 individus ou $1,1 \text{ g/m}^2$.

En moyenne, au pied des arbres et des souches, la grande forme de *H. chapeliei* est 2 fois plus abondante que dans le reste du champ. Ces individus y sont en moyenne un peu plus grands (Tabl. IV).

Comme la petite forme de la même espèce, la grande forme colonise les termitières en saison sèche, mais plus particulièrement la zone moyenne. Sa densité est de $7/\text{m}^2$, 10 fois plus qu'en plein champ, et sa biomasse de $7,7 \text{ g/m}^2$, 50 fois plus élevée, car les individus y sont en moyenne de grande taille ($1,17 \text{ g/individu}$).

Peridontopyge spinosissima.

La répartition de *P. spinosissima*, hors des termitières, est relativement hétérogène ; sa variance est 18 fois plus grande que sa moyenne par relevé. Absente de 2 relevés en plein champ, sa densité peut atteindre 15 individus/ m^2 et son poids frais 4 g/m^2 .

Les relevés montrent que cette espèce est toujours plus abondante sous les arbres que dans le reste du champ (Tabl. I). *P. spinosissima* est 8 fois plus abondant sous les arbres qu'en plein champ. Exprimée en poids, la concentration est encore plus nette (2 g/m^2 sous les arbres et seulement $0,1 \text{ g/m}^2$ en plein champ), car les individus sont en moyenne 2 fois plus gros sous les arbres.

Autour des souches, la densité de *P. spinosissima* ($3/\text{m}^2$) est moins grande que sous les arbres mais toujours plus forte qu'en plein champ, en moyenne

3 fois plus élevée. Les individus rassemblés autour des souches sont, comme en plein champ, plus petits que sous les arbres.

C'est une espèce qui semble assez indifférente aux termitières. Sa densité est, là, assez semblable à celle trouvée autour des souches mais sa biomasse y est beaucoup plus importante car les individus sont tous de grande taille (Tabl. IV).

Peridontopyge rubescens.

La répartition de *P. rubescens* dans le champ est très hétérogène ; la variance est 37 fois plus grande que la moyenne par relevé. Absente de 2 relevés en plein champ, sa densité peut atteindre sous un arbre 31 individus/ m^2 et sa biomasse $11,5 \text{ g/m}^2$.

Si *P. rubescens* est en moyenne 4 fois plus abondant sous les arbres qu'en plein champ, sa biomasse est 7 fois plus élevée car les individus rassemblés au pied des arbres sont environ 2 fois plus gros qu'en plein champ (Tabl. IV).

Sur les 3 relevés effectués autour des souches, un seul est riche en *P. rubescens*, mais tous sont constitués d'individus de petite taille, en moyenne 4 fois plus petits qu'en plein champ.

C'est une des 2 espèces à ne pas se réfugier dans les termitières en saison sèche. Les rares individus qui s'y trouvent sont de grande taille.

Syndesmogenus mimeuri.

La répartition de *S. mimeuri* est assez hétérogène ; sa variance est 18 fois plus grande que sa moyenne par relevé. Il est présent dans tous les relevés ; sa densité varie de $0,5$ à 19 individus/ m^2 , pour un poids variant de 25 à 1550 mg .

Bien que cette espèce ne soit pas systématiquement plus abondante sous les arbres, en moyenne poids et nombres y sont cependant 3 fois plus grands qu'en plein champ (Tabl. IV).

Autour des souches, sa densité est de $4,5/\text{m}^2$, sensiblement équivalente à celle trouvée en plein champ ($3,7/\text{m}^2$).

C'est, avec *P. rubescens*, l'une des espèces à ne pas coloniser les termitières en saison sèche. Là encore, les rares individus qui s'y trouvent sont de grande taille.

IV. — ESTIMATION DU PEUPLEMENT DES CHAMPS

Le champ étudié peut être considéré comme un échantillon représentatif de la région. Pour obtenir l'image la plus juste possible de son peuplement d'Iules, on rapporte la densité des différentes espèces trouvées en moyenne dans chaque biotope à la surface respective de ces biotopes dans le champ (Tableau V). Ces estimations correspondent aux données de saison sèche puisque la termitière étudiée n'a été échantillonnée qu'à cette saison.

IMPORTANCE RELATIVE DES ESPÈCES.

D'après les densités ainsi obtenues, exprimées tant en nombre qu'en poids, on peut apprécier l'importance

relative des effectifs et des biomasses de chaque espèce pour l'ensemble du champ (Tableau VI).

Peridontopyge rubescens, avec ses 72 000 individus par hectare et sa biomasse de 19 kg, est sans conteste l'espèce la plus importante. Elle représente environ le tiers des Iules du champ, tant en nombre qu'en poids.

Syndesmogenus mimeuri est abondant — 57 000 individus par hectare environ — et représente le quart des Iules du champ. Mais, de petite taille, sa biomasse est faible — environ 3 kg/ha — et ne constitue que 6 % de la biomasse générale des Iules.

Graphidostreptus tumuliporus est au contraire relativement peu abondant — 11 000 individus par hectare, soit 5 % des Iules du champ — mais cette espèce volumineuse représente un poids important — 12 kg/ha — comptant pour le quart de la biomasse totale des Iules du champ.

Peridontopyge conani, tant par le poids qu'il représente — 8 kg/ha — que par le nombre des individus — 42 000 par hectare — est une espèce importante, représentant plus de 15 % du peuplement.

Les autres espèces, *Peridontopyge spinosissima* — 17 000 individus par hectare pour un poids frais

TABLEAU V

Estimation de la densité des différentes espèces d'Iules, en nombre et en poids, sur un hectare en saison sèche à partir de son estimation dans chaque type de biotope : (1) dans les termitières en distinguant les zones sommitales des zones moyennes (48 m²), (2) sous les arbres dans un rayon de 7 mètres en distinguant le quadrant est des autres (616 m²), (3) autour des souches (400 m²) et (4) dans le champ nu (8 936 m²).

	Nombres					Poids frais en grammes				
	(1) Termitière		(2) Arbres	(3) Souche	(4) Champ	Total	(1) Termitière		(2) Arbres	(3) Souche
	Zone sommitale	Zone moyenne	E	NSW			Zone sommitale	Zone moyenne	E	NSW
<i>Peridontopyge rubescens</i>	24	10	2 048	9 471	5 808	54 510	71 863	65	6	1 601
<i>Syndesmogenus mimeuri</i>	24	34	2 741	7 300	2 200	44 480	56 979	3	4	239
<i>Peridontopyge conani</i>	550	2 363	1 463	3 742	2 520	31 276	41 914	544	2 310	891
<i>Haplothyranus chapellei</i> (p)	622	830	1 432	1 525	1 520	16 085	22 014	288	362	525
<i>Peridontopyge spinosissima</i>	24	116	2 310	2 680	1 120	10 723	16 973	4	61	628
<i>Haplothyranus chapellei</i> (G)	36	275	277	693	600	10 723	12 604	49	318	71
<i>Graphidostreptus tumuliporus</i>	3 745	289	6 052	1 201	—	—	11 287	8 722	371	1 585
Autres espèces		10	46				56	11	37	—
Total	5 025	3 927	16 369	26 612	13 760	167 997	233 690	9 675	3 443	5 577

TABLEAU VI

Importance relative, en nombre et en poids,
des différentes espèces d'Iules dans le champ.

	Effectifs	Biomasses
<i>Peridontopyge rubescens</i>	30,8 %	39,4 %
<i>Syndesmogenus mimeuri</i>	34,4 %	5,9 %
<i>Peridontopyge conani</i>	17,9 %	16,1 %
<i>Haplothyranus chapellei</i> (p)	9,4 %	6,0 %
<i>Peridontopyge spinosissima</i>	7,3 %	6,0 %
<i>Haplothyranus chapellei</i> (G)	5,4 %	1,9 %
<i>Graphidostreptus tumuliporus</i>	4,8 %	24,5 %
Autres espèces		0,1 %
Total	100,0 %	99,9 %

de 3 kg — et les 2 formes de *Haplothyranus chapellei* — 22 000 individus pesant 3 kg par hectare pour la petite forme, 13 000 individus pesant 1 kg pour la grande forme — sont plus accessoires et ne représentent pas 10 % du peuplement tant en nombre qu'en poids.

En comparant ces résultats avec ceux des piégeages réalisés dans la même zone, pendant la saison des pluies 1974 (GILLON et GILLON, 1976), on peut confronter la valeur des 2 méthodes car les mêmes espèces s'y retrouvent.

— *P. conani* et *G. tumuliporus* représentaient 31 % et 15 % des captures dans les pièges, donc des proportions beaucoup plus importantes du peuplement que celles estimées par la technique des relevés (Tabl. VI).

— Au contraire, *P. rubescens* ne représentait que 12 % des Iules piégés, soit une proportion bien plus faible que celle estimée à partir des relevés.

— Les autres espèces représentaient dans les piégeages les proportions suivantes : 22 % de *S. mimeuri*, 10 % de *H. chapellei* (p), 6 % de *P. spinosissima*, 4 % de *H. chapellei* (G) et 1 % pour les autres espèces. Ces proportions sont très équivalentes à leur importance relative estimée par la technique des relevés (Tabl. VI).

Cette distorsion des résultats entre piégeages et relevés, trouvée chez 3 espèces seulement alors que les résultats concordent pour les autres, correspond certainement à des différences de comportement. *P. conani* et *G. tumuliporus* seraient plus « piégeables » que les autres espèces alors que *P. rubescens* le serait beaucoup moins.

IMPORTANCE RELATIVE DES BIOTOPES.

D'après les valeurs absolues des effectifs et des biomasses de chaque population dans les différents biotopes du champ, on peut connaître la distribution des espèces dans ces biotopes et se faire ainsi une idée de leur rôle (Tableau VII).

Le champ nu, qui représente environ les 9/10 de la surface du champ, est le lieu où la majorité des individus passent la saison sèche : (63 à 85 % suivant les espèces), à l'exclusion de *G. tumuliporus* qui

TABLEAU VII

Répartition de l'effectif et de la biomasse des sept populations principales d'Iules dans les différents biotopes du champ : termitière (T), au pied des arbres (A), autour des souches (S) et dans le champ nu (C).

	Effectifs				Biomasses			
	T	A	S	C	T	A	S	C
<i>Peridontopyge rubescens</i>	.	16,0 %	8,1 %	75,9 %	0,3 %	28,3 %	1,5 %	69,8 %
<i>Syndesmogenus mimeuri</i>	0,1 %	17,6 %	3,9 %	78,4 %	0,2 %	22,2 %	1,7 %	75,8 %
<i>Peridontopyge conani</i>	6,9 %	12,4 %	6,0 %	74,6 %	36,9 %	42,7 %	0,4 %	20,0 %
<i>Haplothyranus chapellei</i> (p)	6,6 %	13,4 %	6,9 %	73,1 %	22,5 %	28,6 %	2,5 %	46,4 %
<i>Peridontopyge spinosissima</i>	0,8 %	29,4 %	6,6 %	63,2 %	2,2 %	48,5 %	4,2 %	45,0 %
<i>Haplothyranus chapellei</i> (G)	2,5 %	7,7 %	4,8 %	85,1 %	41,3 %	25,9 %	0,7 %	32,2 %
<i>Graphidostreptus tumuliporus</i>	35,8 %	64,2 %	—	—	77,4 %	22,7 %	—	—

en est absent. *P. rubescens* et *S. mimeuri* y ont la majorité de leur biomasse (70 et 76 % respectivement). 45 % des *P. spinosissima* se trouvent aussi là, en dehors de tout refuge.

Le voisinage des souches ne représente un biotope important pour aucune espèce, encore moins en poids (moins de 4 %) qu'en nombre (moins de 8 %).

Le pied des arbres, par contre, concentre la majorité des individus de *G. tumuliporus* (64 %), mais ceux de petite taille (ils ne représentent que 23 % de leur biomasse totale dans le champ), la plus grosse part de la biomasse des *P. spinosissima* (49 %) et *P. conani* (43 %), et une proportion non négligeable de celle des autres espèces (de 22 à 29 %).

Les anciennes termitières, sur de faibles surfaces, rassemblent l'essentiel de la biomasse de *G. tumuliporus* (77 %), la plus grande partie de celle de la grande forme de *H. chapellei* (41 %), une partie non négligeable de celle de *P. conani* (37 %) et de la petite forme de *H. chapellei* (22 %).

Les piégeages effectués dans ce même champ pendant toute la saison des pluies 1974 montraient aussi qu'aux abords des termitières et au pied des arbres, on capturait *G. tumuliporus* et *P. conani* plus abondamment qu'en plein champ (GILLON et GILLON, 1976).

RÉFÉRENCES

- DEMANGE (J.M.) & MAURIÈS (J.P.), 1975. — Données de morphologie, teratologie, développement post embryonnaire, faunistique et écologie des Myriapodes Diplopodes nuisibles aux cultures du Sénégal. *Bull. Mus. Nat. Hist. naturelle*, 3^e série, 333, Zoologie 235, 1243-1256.
- GILLON (D.) & GILLON (Y.), 1976. — Comparaison par piégeage des populations de Diplopodes luliiformes en zone de végétation naturelle et champ d'arachide. *Cah. ORSTOM série Biol.*, 11 (2), 121-127.
- GILLON (D.) & GILLON (Y.), 1979. — Estimation du nombre et de la biomasse des Iules (Myriapodes, Diplopodes) dans une zone cultivée au Sénégal. *Bull. Ecologie*, 10 (1).

ESTIMATION DU NOMBRE ET DE LA BIOMASSE DES IULES (MYRIAPODES DIPLOPODES) DANS UNE ZONE CULTIVÉE AU SÉNÉGAL

par Dominique GILLON et Yves GILLON *

*O.R.S.T.O.M., Laboratoire de Zoologie Appliquée
B.P. 1386, Dakar-Sénégal*

RÉSUMÉ

Au Sénégal, les Iules d'un champ (13° 55' N, 15° 49' W) ont été échantillonnés, d'août 1974 à juillet 1975, par 22 relevés de 4 m² de surface et de 30 à 80 cm de profondeur.

La répartition des Iules en profondeur varie dans l'année. Pendant la saison des pluies, de juillet à octobre, plus de 50 % des Iules se trouvent en surface et dans les 10 premiers centimètres du sol. Pendant la saison sèche, plus de 90 % des individus sont situés entre 10 et 70 cm de profondeur, avec un maximum entre 20 et 30 cm. Il n'y a pas de migrations verticales durant l'estivation. La distribution verticale ressemble à celle des Diplopodes en hibernation dans les pays tempérés.

La densité des Iules est très inégalement répartie dans le champ.

Loin des souches, des arbres et des termitières, on trouve en moyenne 12 Iules par m² et une biomasse de 3 grammes.

Autour des souches, se concentrent faiblement les Iules de petite taille ; leur densité y est de 20 individus par m², pour un poids de 2 grammes. Ce n'est donc pas un refuge pour les Iules de grande taille.

Les arbres, en revanche, attirent nettement les Iules à leur pied. On y a trouvé 54 individus par m² pour un poids frais de 21 grammes. Ils sont donc là 4 fois plus abondants qu'en plein champ.

70 % d'entre eux passeraient la saison sèche dans la partie découverte du champ qui représente les 9/10 de la surface, mais cette fraction ne constituerait que 40 % de leur biomasse.

Les souches ne seraient pas un refuge pour les Iules.

Les Iules rassemblés au pied des arbres représenteraient 20 % environ de la population totale du champ avec 30 % de la biomasse car ce sont en général des individus de grande taille.

Les termitières hébergeraient une petite partie de la population (4 %), mais les plus gros individus, car ils représenteraient environ 30 % de la biomasse totale des Iules du champ,

Malgré les rassemblements importants des Iules dans certains biotopes en saison sèche, on constate que c'est dans le champ nu que se dissémine, à de faibles densités, la majorité des individus et la plus grande part de leur biomasse.

* Adresse actuelle : Laboratoire d'Entomologie, Université de Paris-sud. 91405 Orsay, France

SUMMARY

Estimation of the number and the biomass of the millipeds (Myriapoda, Diplopoda) in a cultivated zone of Senegal.

In Senegal, Juliform Diplopods were sampled in a field (13° 55' N, 15° 49' W) from August 1974 to July 1975, by means of 22 surveys, each conducted over an area of 4 sq.m. and at a depth of 30 to 80 cm.

The distribution of these Myriapods varies in depth in the soil during the year. In the rainy season, from July to October, over 50 % of the population is found in the upper 10 cm, but in the dry season, more than 90 % remain at a depth ranging from 10 to 70 cm, with a maximum found between 20 and 30 cm. No vertical migration occurs during estivation.

The horizontal distribution of densities is very heterogeneous.

Far from sprouting stumps, trees and termitaries, there is an average number of 12 Julids per sq.m., with a fresh biomass of 3 g/m².

Around stumps, densities are slightly higher, reaching 20 individuals per sq.m., but the biomass decreases to 2 g/m².

Diplopods are definitely more plentiful under trees, where they are 4 times more numerous than in the open field, i.e. 21 g/m² for 54 individuals.

During the dry season, the higher density occurs in the upper layer of termitaries' soil, where 110 Julids are found per sq.m. with a biomass of 158 g for the same area.

It is estimated that, according to the relative importance of each of these biotopes, the average population in the field is 23 Julids per sq.m., with a biomass of 5 g fresh weight.

La connaissance quantitative de la macrofaune endogée est encore extrêmement fragmentaire ; les difficultés de l'échantillonnage constituent certainement la principale raison de cette lacune.

En Afrique, les travaux de LAMOTTE *et al.* (1962), ATHIAS *et al.* (1974, 1975) et de GOFFINET (1975) montrent que, suivant les milieux, les Oligochètes, les larves de Ptérygotes ou les Insectes sociaux, constituent les principaux éléments de cette macrofaune ; mais que la place des Diplopodes est relativement discrète, même si leur présence est notée partout.

Une grande abondance d'Iules fut par contre signalée en Afrique à plusieurs reprises en zone cultivée (bibliographie dans GILLON et GILLON, 1976). Il arrive même parfois, sur tous les continents, que des Iules pullulent et migrent en masse (ESAKI, 1934 ; CLOUDSLEY-THOMPSON, 1949 ; JEECKEL, 1954 ; HELB, 1975). Or il n'existe que peu de travaux quantitatifs sur des peuplements importants d'Iules, et aucun pour l'Afrique.

Nous avons donc entrepris l'étude quantitative d'un peuplement d'Iules dans une région où leur abondance avait été remarquée en raison des dégâts qu'ils occasionnaient aux cultures (ROSSIGNOL, 1974 ;

DEMANGE, 1975 ; DEMANGE et MAURIÈS, 1975 ; GILLON et GILLON, 1976 ; ROSSIGNOL, 1976).

I. — MATÉRIEL ET MÉTHODES

1) LIEU D'ÉTUDE.

Le peuplement d'Iules étudié compte une demi douzaine d'espèces de *Spirostreptoidea* (*Odontopygidae* essentiellement), sans compter les formes les plus rares.

Il provient exclusivement d'un champ, cultivé en arachide pendant l'étude, situé à quelques kilomètres de la station ISRA de Darou, dans la région du Sine Saloum, au Sénégal (13° 55' N, 15° 49' W).

Ce champ, d'un hectare environ, porte trois grandes termitières, probablement mortes, de *Macrotermes subhyalinus*, une centaine de souches d'arbustes (*Combretum* et *Piliostigma* en majorité), dont les nombreux rejets sont coupés au niveau du sol lors de chaque mise en culture, et quatre grands arbres à l'ombre épaisse : 1 *Parkia biglobosa* et 3 *Cordia pinnata*.

Le terrain est très sableux (82 à 86 % de sable), pauvre en matière organique (0,4 à 0,5 %) et en éléments fins ; assez humifié ($C/N = 7,9$ à $8,4$) et à capacité très faible de rétention d'eau ($pF\ 3,0 = 4,0$ et $pF\ 4,2 = 1,7$ à $1,9$). Il est légèrement acide en surface ($pH = 6,4$) et neutre en dessous des 15 premiers centimètres ($pH = 7,0$ à $7,2$) (tab. II).

Le sol de toute la région correspond à un apport éolien récent. On y trouve régulièrement, vers 40 cm de profondeur, des restes de poterie.

Le climat, de type tropical sec, comporte une saison des pluies de juillet à octobre et une saison sèche de novembre à juin. La région est située entre les isohyètes 700 et 1 000 mm. L'année d'étude était déficitaire puisqu'il n'est tombé que 430,1 mm de pluie. Les données climatiques utilisées proviennent de la station de Darou pour les pluies et de Kaolack pour les autres paramètres.

2) L'ÉCHANTILLONNAGE.

Le dénombrement des Iules endogés se fait le plus souvent sur des surfaces inférieures à $1\ m^2$ et à des profondeurs ne dépassant pas 25 cm, ou même 10 cm (BANERJEE, 1967 ; BOCOCCO *et al.*, 1967 ; DOWDY, 1968 ; SHAW, 1968 ; BOWER et MILER, 1974 ; SPAULL, 1976).

Cependant, PIERRARD *et al.* (1963), BIERNAX et BAURANT (1964), SAITO (1967) et BIERNAX (1968) ont prospecté, sur des surfaces de $25 \times 25\ cm$ à $100 \times 100\ cm$, une hauteur suffisante de sol (entre 40 et 100 cm suivant les cas) pour recueillir des informations sur la stratification verticale des populations.

Tous ces auteurs séparent manuellement les Iules du substrat.

Dans le champ étudié, 22 relevés quantitatifs, de $4\ m^2$ chacun, ont été réalisés entre août 1974 et juillet 1975. Les Iules y sont récupérés en tamisant la terre, par states successives, avec un tamis de chantier de maille 4 mm. L'échantillon s'élève à 2 003 Iules prélevés dans $45,3\ m^3$ de terre.

Pendant la saison des pluies, d'août à octobre, la terre est creusée jusqu'au niveau où elle devient trop sèche pour être tamisée. Pendant la saison sèche, le sol est arrosé la veille de chaque échantillonnage, avec 200 litres d'eau, pour la rendre tamisable. On arrête le relevé lorsqu'on ne trouve plus d'Iules.

L'arrosage est sans conséquence décelable sur la distribution des Iules en saison sèche, ni même sur leur activité.

Les 15 premiers relevés ont été réalisés sur des carrés de 2 m de côté, les 7 derniers sur des cercles, de même surface, de 113 cm de rayon ; cette forme étant mieux adaptée à l'arrosage.

Trois récolteurs effectuent un relevé de $4\ m^2$ en 2 à 4 jours suivant le degré d'imbibition du sol, qui se répercute sur la vitesse de tamassage, un sol trop mouillé se tamisant mal.

Pendant la saison des pluies, période où les Iules sont actifs, on effectuait un relevé par semaine, et durant la saison sèche un relevé par mois, sauf en février, où une termitière a été prospectée, et au mois de janvier, pendant lequel on réalisa 2 relevés (Tabl. I).

Les emplacements d'étude furent choisis en fonction des refuges mentionnés par DEMANGE (1975) et DEMANGE & MAURIELS (1975) : « Les termitières, les racines des vieilles souches ombragées par des rejets, le pied des arbres ».

Le peuplement d'Iules d'une termitière a été échantillonné 4 jours consécutifs : du 5 au 8 février.

La forme de l'édifice, un dôme de 1,50 m de haut et 4,50 m de diamètre, la nature du substrat, dur et argileux, la concentration des Iules dans la couche superficielle, nécessitaient une méthode particulière.

On a donc quadrillé la termitière sur $1/4$ de sa surface et débité sur 20 cm d'épaisseur des carrés de 15 cm de côté.

Les Iules sont conservés dans l'éthanol à 70 %.

Les biomasses sont calculées à partir de relations, de type $y = a \cdot x^b$, entre les diamètres (x) et les poids frais (y), établies sur des individus vivants.

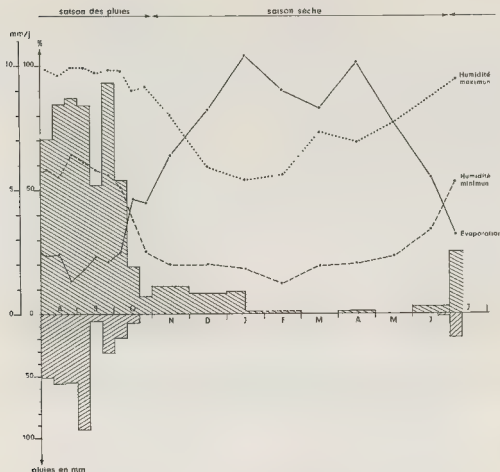


FIG. 1. — Evolution du pourcentage des Iules trouvés dans les dix premiers cm de sol par rapport au total récolté sur 30 à 40 cm de profondeur (histogramme), comparée aux pourcentages d'humidité atmosphérique maximum et minimum, à l'évaporation, en mm/jour, et aux pluies.

atmosphérique, baisse de l'évaporation, diminution de l'amplitude thermique ; mais la remontée des Iules, constatée le 8 juillet 1975 (relevé n° 22), n'a eu lieu qu'après les premières pluies : 2,4 mm le 29 juin ; 0,4 mm le 3 juillet, 3,1 mm le 6 et 15,3 mm le 7.

Ces pluies ont imbibé les 10 premiers cm du sol : quelques Iules commencent à se déplacer en surface.

Il est possible qu'à cette époque, si les pluies tardent, l'arrosage puisse modifier la distribution verticale des Iules.

On ignore encore cependant si les pluies ont une action directe ou indirecte sur la remontée des iules.

Dans nos élevages, il est impossible de la provoquer en saison sèche par des arrosages. Les travaux de PERTTUNEN (1953) montrent toutefois que la réaction des iules à l'humidité peut varier avec le temps.

Il est donc possible que le réveil des Iules en début de saison des pluies soit en relation avec une lente évolution physiologique durant la saison sèche, ne serait-ce qu'en raison d'une certaine déshydratation.

Chez *Blaniulus guttulatus*, en Europe, c'est cependant la température qui semble le principal facteur responsable des migrations verticales saisonnières (PIERRARD *et al.*, 1963).



2. RÉPARTITION PENDANT LA SAISON SÈCHE.

Pendant la saison sèche, les Iules sont enterrés, inactifs et enfermés dans des logettes. Plus de 85 % de la population, 90 % de sa biomasse, sont localisés entre 10 et 40 cm de profondeur. Le plus grand nombre et le poids le plus important se trouve entre 20 et 30 cm (fig. 3).

Au mois de février, au cœur de la saison sèche, des prélèvements de sol effectués tous les 10 cm jusqu'à 70 cm de profondeur montrent que la teneur en eau augmente entre 10 et 60 cm, puis diminue au-delà de cette profondeur (Tabl. II).

La plupart des Iules ne s'enterrent donc pas dans les strates les plus humides. La plus forte teneur en eau n'atteint que 0,79 % : valeur bien inférieure à celle qui correspond au pF 4,2 (1,7 à 1,9 % d'eau).

Les Iules passent donc la saison sèche dans un sol dont la force de rétention est supérieure à celle du « point de flétrissement permanent ». Resterait à connaître le rôle protecteur que peut jouer contre le dessèchement la logette dans laquelle s'enferme chaque Iule pendant la saison sèche.

Au cours de la saison sèche, la température moyenne du sol à 20 cm varie de 26 °C en décembre et janvier, à 34 °C en juin (fig. 2).

Cette distribution verticale des *Spirostreptoidea* au moment de l'estivation ressemble à celle d'autres Diplopodes en hibernation.

En Belgique, PIERRARD *et al.* (1963) étudiant la distribution verticale de *Blaniulus guttulatus* pendant l'hiver, par couches de 10 cm, en trouvent généralement le plus grand nombre dans le niveau 30-40 cm.

Au Japon, SAITO (1967) montre que les *Japonaria laminata armigera* quittent totalement en hiver, de

TABLEAU II

Répartition verticale de l'effectif et de la biomasse des Iules en saison sèche (1) et (2) et caractéristiques du sol à différentes profondeurs : teneur en eau en saison sèche (3) pF (4) et (5), proportion en sables fins et grossiers (6) et (7), en matière organique (8), rapport C/N (9) et pH (10).

Profondeur	Iules		Sol							
	(1) Eff.	(2) Biomasse	(3) Eau	(4) pF 3,0	(5) pF 4,2	(6) SF	(7) SG	(8) M.O.	(9) C/N	(10) pH
0 cm	1,9 %	1,1 %								
10 cm	21,5 %	28,4 %	0,11 %	3,5 %	1,9 %	53,7 %	32,8 %	0,4 %	8,4	6,4
20 cm	39,3 %	45,4 %	0,22 %	3,9 %	1,7 %	51,9 %	33,9 %	0,5 %	8,4	7,2
30 cm	24,7 %	15,9 %	0,42 %							
40 cm	7,6 %	6,9 %	0,64 %	4,0 %	1,6 %	49,2 %	34,1 %	0,4 %	7,9	7,0
50 cm	4,7 %	2,2 %	0,77 %							
60 cm	0,4 %	0,1 %	0,79 %							
70 cm			0,68 %							

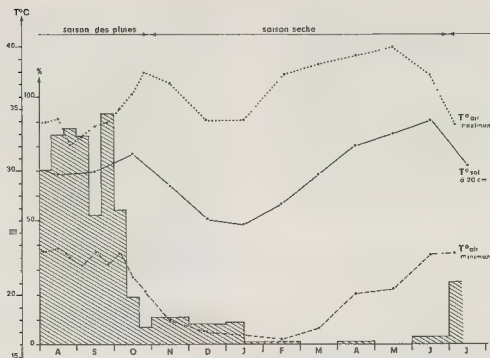


FIG. 2. — Evolution du pourcentage d'Iules trouvés dans les 10 premiers cm de sol par rapport au total récolté sur 30 à 40 cm de profondeur (histogramme), comparé aux températures maximum et minimum de l'air et moyenne à 20 cm dans le sol.

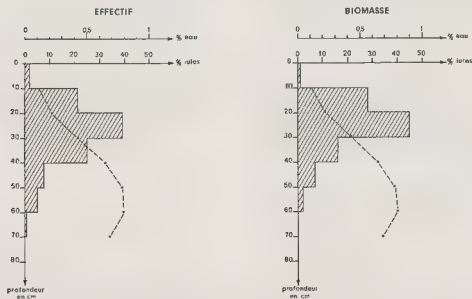


FIG. 3. — Proportion du peuplement d'Iules (histogrammes) et teneur en eau (pointillés) dans les différents niveaux du sol en saison sèche.

novembre à mars, l'horizon A_0 . Il les retrouve dans l'horizon A_1 et, en moindre proportion, A_2 . L'ensemble de ces couches ne dépasse pas 45 cm. Suivant KITAZAWA (1967) cet horizon A_1 fut échantillonné entre 5 et 10 cm.

D'après les rares données actuellement disponibles, il semble donc que les Diplopodes ne s'enfouissent pas très profondément pour passer la mauvaise saison. Les profondeurs de 80 à 100 cm en fin de saison sèche, avancées par DEMANGE (1975) et DEMANGE & MAURIÈS (1975) pour la même localité que celle de la présente étude, ne correspondent pas à nos résultats.

III. — DISTRIBUTION HORIZONTALE DES IULES

Même en ne tenant pas compte des termitières refuges, la densité des Iules est très inégalement répartie. Sa variance est en effet 100 fois plus grande que sa moyenne (Tabl. III). Si cette densité d'Iules est exprimée en poids frais (grammes), l'hétérogénéité de leur distribution est moins importante ($V/m = 47$). Les Iules sont en effet d'autant plus groupés qu'ils sont plus jeunes.

TABL. III

Densité moyenne par relevé de 4 m² (m), variance (V) et rapport de la variance sur la moyenne (V/m): (1) pour l'ensemble des biotopes échantillonnés (22 relevés), (2) en excluant les relevés faits sous les arbres (17 relevés) et (3) en excluant les relevés effectués autour des souches (14 relevés).

	Nombre			Biomasse en g		
	m	V	V/m	m	V	V/m
Champ nu, souches et arbres (1)	91,1	9 145	100	27,5	1 290	47
Champ nu et souches (2)	54,5	1 212	22	11,4	76	7
Champ nu (3)	48,8	932	19	11,7	88	8

La plus grande part de l'hétérogénéité de leur répartition est due à l'influence des arbres qui concentrent les Iules à leur pied. Si on exclue les relevés sous les arbres, la densité s'abaisse et le rapport de la variance sur la moyenne diminue considérablement : tombant de 100 à 22 pour les effectifs et de 47 à 7 pour les biomasses (Tabl. III).

En excluant aussi les relevés effectués autour des souches, la densité et l'hétérogénéité des effectifs diminuent encore légèrement. Par contre, la répartition et la valeur moyenne de la biomasse des Iules restent inchangées que l'on tienne compte ou non du peuplement des souches.

Les Iules n'étant pas répartis de façon homogène, il est nécessaire, pour apprécier leur densité globale, de distinguer les peuplements des divers biotopes : champ « nu » (loin des souches, des arbres et des termitières), autour des souches, au pied des arbres et dans les termitières.

1. DANS LE CHAMP NU.

Dans les 14 relevés effectués loin des souches, des arbres et des termitières la densité de Iules varie de 4 à 26 par m², ce qui représente un poids frais compris entre 0,5 à 9 grammes (Tabl. I). La répartition des Iules n'est pas aléatoire car la variance est très supérieure à la moyenne ($V/m = 19$). L'hétérogénéité n'est donc pas uniquement due aux particularités apparentes de l'habitat au-dessus du sol.

2. AUTOUR DES SOUCHES.

Trois relevés ont été effectués autour des souches (Tabl. I). Les densités d'Iules au m² y étaient de 13 (n° 12), 14 (n° 5) et 34 individus (n° 17), ce qui représente un poids frais de 1,4 g (n° 17), 2,1 g (n° 12) et 4,0 g (n° 5). En moyenne, les Iules sont donc un peu plus nombreux autour des souches qu'en plein champ, mais ils représentent plutôt un poids plus faible. En effet, les individus récoltés sont

en moyenne 2 fois plus petits qu'en plein champs (Tabl. IV), car il n'y a là pratiquement que des jeunes stades.

Des 3 relevés effectués autour des souches, celui réalisé en saison sèche est le plus riche (n° 17), mais correspond à la biomasse la plus faible.

Pour préciser la répartition des Iules autour d'une souche, le relevé n° 17 a été exécuté par anneaux ayant pour centre une souche de *Ptilostigma* et délimitant 4 surfaces concentriques de 1 m² chacune (Tabl. V).

On observe un gradient croissant de densité de la souche vers la périphérie jusqu'au maximum observé dans un rayon entre 80 et 98 cm (zone C). La densité décroît dans la zone la plus périphérique,

TABLEAU IV

Densité moyenne par m² et poids moyen des individus récoltés dans les 3 principaux biotopes échantillonnés par la technique des relevés de 4 m².

	Nombre/m ²	Biomasse/m ²	Poids frais individuel moyen
Dans le champ nu	12,2	2,93 g	240 mg
Autour des souches	20,3	2,49 g	122 mg
Sous les arbres	53,8	20,56 g	382 mg

TABLEAU V

Densité des Iules autour d'une souche de *Ptilostigma* sur 4 surfaces concentriques de 1 m² symbolisées, du centre à la périphérie, par les lettres A à D.

Zones Profondeur	A	B	C	D	Total 4 m ²
0 - 10 cm	1	0	0	0	1
10 - 20 cm	3	4	1	7	15
20 - 30 cm	2	11	59	11	83
30 - 40 cm	4	1	11	12	28
40 - 50 cm	1	1	4	2	8
50 - 60 cm	0	2	0	0	2
60 - 70 cm	0	0	0	0	0
Total	11	19	75	32	137

mais reste supérieure à celles observées dans les 2 premiers m² autour de la souche. Celle-ci ne concentrerait donc pas les Iules à son pied même, mais plutôt dans un rayon de 1 mètre environ (de 80 à 113 cm dans le relevé).

On constate aussi qu'au pied de la souche, comme partout ailleurs, l'essentiel de la population se trouve entre 10 et 40 cm de profondeur, avec un maximum entre 20 et 30 cm (Tabl. V).

3. SOUS LES ARBRES.

Cinq relevés ont été effectués sous des arbres (Tabl. I). La densité des Iules y est importante, variant de 21 à 106 individus par m², soit un poids frais de 10 à 36 grammes. On y trouve donc en moyenne 4 fois plus d'Iules qu'en plein champ et une biomasse 7 fois plus importante. Les arbres rassemblent donc les Iules à leur pied et plutôt les individus de grande taille (Tabl. IV).

Cette influence des arbres apparaît plus nettement en saison sèche (Tabl. I). Les conditions climatiques étant partout favorables pendant la saison des pluies et les Iules étant actifs et mobiles à cette époque, leur tendance serait moins grande à se concentrer dans des milieux particuliers. Par contre, lorsque les conditions climatiques deviennent défavorables, les Iules s'enfouiraient, de préférence, dans les biotopes ombragés.

Parmi les relevés de saison sèche, sous les arbres, le n° 19, au pied d'un *C. pinnata*, est particulièrement riche en Iules (Tabl. I). La seule particularité apparente de cet emplacement est son orientation à l'est du tronc alors que tous les autres relevés sous arbres étaient orientés différemment. Il se pourrait que les Iules marquent une préférence pour le côté le plus ombragé aux heures les plus chaudes.

L'influence des arbres sur le peuplement d'Iules semble se limiter à une zone assez réduite puisque les densités trouvées dans les relevés effectués à 10 mètres d'un tronc (n° 21) et à 15 mètres (n° 13) sont semblables à celles trouvées en plein champ (Tabl. I).

Nous n'avons pas trouvé les concentrations d'Iules le long des racines que signalent DEMANGE (1975) et DEMANGE & MAURIÈS (1975).

4. DANS UNE TERMITIÈRE.

La termitière échantillonnée en février sur 20 cm d'épaisseur révèle une grande densité d'Iules : 158 grammes pour 110 individus par m². Comparé à la moyenne du champ nu, le peuplement de la termitière serait 10 fois plus abondant et sa biomasse 50 fois plus élevée. Le poids moyen des individus y est donc environ 5 fois plus grand (Tabl. IV et VI).

On distingue :

— la zone sommitale, la plus haute, d'environ 1,20 m de rayon, caractérisée par la présence, à sa surface, de trous arrondis d'un diamètre voisin de 1 cm, creusés vraisemblablement par les Iules ;

— la zone moyenne, dont la limite inférieure se situe à environ 2,25 m du sommet de la termitière ;

— la zone périphérique, la plus basse, située en dehors de la termitière proprement dite, mais constituée de terre de termitière accumulée à son pied par érosion.

Du centre à la périphérie de la termitière, on observe un net gradient décroissant des effectifs, de la biomasse et de la taille moyenne des Iules.

TABEAU VI

Iules récoltés dans 1/4 de termitière sur 20 cm de profondeur.

	Effectifs		Biomasse (g)		Poids frais individuel moyen (mg)
	récolté	par m ²	récoltée	par m ²	
Zone sommitale (1,17 m ²)	420	359	808,6	691,2	1 925
Zone moyenne (2,95 m ²)	341	116	298,8	101,4	876
Zone périphérique (2,97 m ²)	22	7	14,5	4,9	658
Total (7,09 m ²)	783	110	1 121,9	158,3	1 433

Dans la zone sommitale, la densité des Iules est très grande : 359 au m² sur 20 cm de profondeur, représentant près de 700 grammes de matière vivante. Ces Iules sont en moyenne de très grande taille.

La zone moyenne, moins densément habitée que la zone sommitale, est encore très riche en Iules. Leur nombre est voisin de celui rencontré dans le relevé le plus riche, mais leur poids est beaucoup plus important.

Dans la zone périphérique, située en dehors de la termitière proprement dite, la densité des Iules est faible, comparable à celle trouvée en plein champ. Les individus restent cependant, en moyenne, de grande taille.

La couche superficielle des termitières semble donc un biotope particulièrement attractif pour les Iules à l'époque où ils s'enterrent pour le long « repos » de saison sèche.

Les prélèvements de terre de termitière ont été effectués au cours de sa prospection, à la même date que ceux dans le champ. Ils montrent que :

— la teneur en eau est plus grande dans la zone sommitale (1,2 %), la plus peuplée, que dans la zone moyenne (0,6 %) ;

— la terre de la zone moyenne contient plus d'eau que celle du champ à la même profondeur, son humidité correspond à celle trouvée entre 30 et 40 cm (Tabl. II) ;

— la terre de la zone sommitale est moins desséchée que le champ, même à 60 cm de profondeur, niveau d'hygrométrie maximale (0,8 %).

Sans avoir à beaucoup creuser, les Iules trouvent donc dans les anciennes termitières une hygrométrie plus favorable qu'en plein champ.

IV. — ESTIMATION DE LA POPULATION TOTALE

Pour avoir une idée approximative de la densité des Iules dans les terrains cultivés, compte tenu des types de biotopes échantillonnés, le champ étudié est considéré comme un échantillon représentatif.

Le champ, de 1 hectare environ, contient 4 arbres, 3 termitières et une centaine de souches. En reportant la densité des Iules trouvée dans chaque biotope à la surface respective de ces biotopes dans le champ d'un hectare, on trouve une population d'environ 230 000 Iules pesant de l'ordre de 50 kg en poids frais pour l'ensemble du champ (Tabl. VII), soit une densité globale de 23 Iules par m² pesant 5 grammes. Cette estimation est faite d'après les données obtenues en saison sèche puisque l'unique termitière étudiée a été prospectée à cette époque.

Cette estimation est minimale car les relevés, aussi soigneusement faits soient-ils, pèchent obligatoirement par défaut, du moins pour les petites formes, donc pour les effectifs plus que pour les biomasses. De plus, la prospection de la termitière a été faite dans le seul niveau riche en Iules : les 20 premiers centimètres.

En rendant aux différents biotopes leur étendue relative dans le milieu on peut se faire une idée de la répartition du peuplement d'Iules en saison sèche.

La couche supérieure du sol des termitières sert de refuge en saison sèche aux Iules de grande taille ; on en trouve 110 au m² pesant 158 grammes. La concentration des Iules est donc, là, encore plus

nette qu'au pied des arbres, et d'autant plus prononcé que l'on va de la périphérie vers le sommet. La biomasse y est au moins 50 fois plus élevée qu'en plein champ.

En rapportant la densité des Iules dans chaque biotope à la surface respective de ces biotopes, on estime qu'il y aurait globalement, dans les champs de la région, une biomasse de 5 grammes par m² pour un effectif de 23 individus ; sans compter celles des plus petites formes qui échappent à l'échantillonnage.

RÉFÉRENCES

- ATHIAS (F.), JOSENS (G.) et LAVELLE (P.), 1974. — Le peuplement animal des sols de la savane de Lamto. *Bull. Liaison des chercheurs de Lamto*, n° spécial 1974, 5, 45-54.
- ATHIAS (F.), JOSENS (G.) et LAVELLE (P.), 1975. — Traits généraux du peuplement animal endogé de la savane de Lamto (Côte-d'Ivoire), *Proceed 5th int. Col. soil zoology*, Prague, Publ. House Czechoslovak Academy of Sc. 375-388.
- BANERJEE (B.), 1967. — Seasonal changes in the distribution of the millipede *Cylindroiulus punctatus* (Leach) in decaying logs and soil. *J. Anim. Ecol.*, 36, 171-177.
- BIERNAUX (J.), 1968. — Influence du taux d'humidité du sol sur la localisation en profondeur des « iules de la betterave » au cours de la bonne saison. *Bull. inst. agron. stns. Rech. Gembloux (N.S.)* 3, 234-240, 1 fig., 3 tabl.
- BIERNAUX (J.) & BAURANT (R.), 1964. — Au sujet de la présence de *Blaniulus guttulatus* Box et d'*Archiboreoiulus pallidus* Br-Bk. (Myriapodes, Diplopodes) dans les couches supérieures du sol, au moment des semis de betteraves. Overdruk vit de : *mededelingen van de Landbouwhogeschool en de Opzockingsstations van de staat te gent*, 29 (3), 1063-1070.
- BLOWER (J.G.) & MILLER (P.F.), 1974. — The life cycle and ecology of *Ophiulus pilosus* (Newport) in Britain. *Symp. Zool. Soc. Lond.*, 32, 503-525.
- BOCOCK (K.L.), MOONTFORD (M.D.) & HEATH (J.), 1967. — Estimation of annual production of a millipede population. *Secondary productivity of terrestrial ecosystems II* : 727-740. Petrusiewicz ed. Warszawa.
- CLOUDSLEY-THOMPSON (J.L.), 1949. — The significance of migration in myriapods. *Ann. Mag. Nat. Hist.*, 12, 947-962.

TABLEAU VII

Estimation du peuplement d'Iules sur un hectare en saison sèche à partir de son estimation dans chaque type de biotope : (1) dans les termitières (4,5 m de diamètre), (2) sous les arbres dans un rayon de 7 m, (3) autour des souches et (4) dans le champ nu.

	Eten- due en m ²	Effectif		Biomasse	
		Nombre	%	en g	%
(1) Termitières { ZONES SOM- MITALES	14	5 025	3,9	9 675	27,4
{ ZONES MOYENNES	34	3 927		3 443	
(2) Arbres { ZONES EST	154	16 369	18,4	5 577	30,1
{ AUTRES ZONES	462	26 612		8 844	
(3) Souches	400	13 760	5,9	562	1,2
(4) Champ nu	8 936	167 997	71,9	19 803	41,3
Total	10 000	233 690	100 %	47 904	100 %

- DEMANGE (J.M.), 1975. — Les Myriapodes nuisibles à l'arachide au Sénégal. *Oléagineux*, **30** (1), 19-24.
- DEMANGE (J.M.) & MAURIÈS (J.P.), 1975. — Données de morphologie, tératologie, développement postembryonnaire, faunistique et écologie des Myriapodes Diplopodes nuisibles aux cultures du Sénégal. *Bull. du Museum National Hist. Nat.*, 3^e série, **333**, Zoologie 235, 1243-1256.
- DOWDY (W.W.), 1968. — An ecological study of some millipedes in two central Missouri communities. *Ann. ent. Soc. Am.*, **61**, 1059-1063.
- ESAKI (T.), 1934. — Diplopoda that stopps the train. *Plants and animals*, 2, 19-24 (in Japanese).
- GILLON (Y.) & GILLON (D.), 1976. — Comparaison par piégeage des populations de Diplopodes Iuliformes en zone de végétation naturelle et champ d'arachide. *Cah. ORSTOM (Biol.)*, **11**, 121-127.
- GOFFINET (G.), 1975. — Ecologie édaphique des milieux naturels du haut-Shaba (Zaire). I. Caractéristiques écologiques et synécologie comparée des zoocénoses intercaliques. *Rev. Ecol. Biol. Sol*, **12** (4), 691-722.
- HELB (H.W.), 1975. — Zum Massenaufreten des Schnunflüssers *Schizophyllum sabulosum* in Saarland (Myriapoda : Diplopoda). *Entomol. Germ.*, **1** (3-4), 376-381.
- JEEKEE (C.A.W.), 1954. — Migrating millipeds in Malaya. *Ent. Bericht.*, **15**, 28-29.
- KITAZAWA (Y.), 1967. — Community metabolism of soil invertebrates in forest ecosystems of Japan. *Secondary productivity of Terrestrial Ecosystems II*. Petrusiewicz ed. 649-662. Warszawa.
- LAMOTTE (M.), AGUESSE (P.) & ROY (R.), 1962. — Données quantitatives sur une biocoenose ouest-africaine: La prairie montagnarde du Nimba (Guinée). *Le Terre et la Vie*, **4**, 351-370.
- PERTTUNEN (V.), 1953. — Reactions of Diplopods to the relative humidity of the air. Investigations on *Orthomorpha gracilis*, *Iulus terrestris*, and *Schisphylum sabulosum*. *Ann. Soc. Zool. Fenn. Vanamo*, **16**, 1-69.
- PIERRARD (G.), BONTE (E.) & BAURANT (R.), 1963. — Observations sur l'hibernation de *Blaniulus guttulatus* Bosc (Myriapode-Diplopode Blaniulidae). *Bull. Inst. Agr. et Stat. Rech. Gembloux Belgique*, **31** (1), 127-141.
- ROSSIGNOL (J.), 1974. — La lutte chimique contre les iules en culture arachidière. Synthèse des recherches effectuées par l'IRHO au Sénégal. *Oléagineux*, **29** (7), 365-370.
- ROSSIGNOL (J.), 1976. — Les iules prédateurs de l'arachide au Sénégal. Résultats récents obtenus en matière de lutte chimique. *Oléagineux*, **31** (7), 327-333.
- SAITO (S.), 1967. — Productivity of high and low density populations of *Japonaria laminata armigera* (Diplopoda) in a warm-temperate forest ecosystem. *Res. Popul. Ecol. (Kyoto)*, **9**, 153-166.
- SHAW (G.G.), 1968. — Population size, ecology and mineral reservoir of the millipede *Narceus annularis* (Raf.). *Ecology*, **49** (6), 1163-1166.
- SPAULL (V.W.), 1976. — The life history and post-embryonic development of «*Spirobolus bivirgatus*» (Diplopoda : Spirobolida) on Aldabra, Western Indian Ocean. *J. Zool. Lond.*, **180**, 391-405.

LES VOIES PRIVILÉGIÉES DE DÉPLACEMENT DU CRIQUET MIGRATEUR MALGACHE EN PHASE SOLITAIRE

par J.F. DURANTON, M. LAUNOIS, M.H. LAUNOIS-LUONG, et M. LECOQ

Groupement d'Etudes et de Recherches pour le Développement de l'Agronomie Tropicale,
B.P. 5035, 34032 Montpellier Cedex

RÉSUMÉ

Les principaux déplacements saisonniers du Criquet migrateur *Locusta migratoria capito* (SAUSS.) dans le Sud et le Sud-Ouest de Madagascar ont lieu selon une direction générale nord-est-sud-ouest. Ils coïncident généralement avec le déplacement de l'optimum pluviométrique, facteur discriminant de l'optimum écologique de l'espèce. Au début de la saison des pluies, le mouvement apparent des aîlés a lieu de l'intérieur des terres vers la côte. Les adultes colonisent successivement trois aires écologiquement complémentaires : l'aire de multiplication initiale, l'aire transitoire de multiplication et l'aire de densation. En fin de saison des pluies, le mouvement inverse tend à s'accomplir.

L'étude des variations spatiales et temporelles des densités imaginaires montre que les aîlés solitaires se déplacent selon des itinéraires particuliers : les voies privilégiées de déplacement. Trois types fondamentaux se relaient souvent dans l'espace : les voies orographiques, les voies hydrographiques et les voies de défrichement maximum. Ces voies privilégiées forment les éléments principaux d'un réseau complexe de communi-

cations entre les différentes régions naturelles (carrefours, obstacles, zones d'ombre). Deux composantes interviennent dans leur fonctionnement : l'une statique, est étroitement liée à la géomorphologie et à la structure du tapis végétal, l'autre dynamique, concerne l'aptitude au vol et la disponibilité des criquets d'une part, les conditions météorologiques et plus particulièrement le système de vents d'autre part.

Ces axes privilégiés de déplacement facilitent la colonisation des milieux mésotrophes par les aîlés, l'accumulation des adultes solitaires sur certains sites de la plaine côtière du Sud-Ouest de l'île (condition indispensable au déclenchement de la grégation) et la cohésion des essaims. Dans le cadre d'un système d'avertissement anti-acridien, la connaissance de ces itinéraires de vol conduit à proposer la mise en place d'un nombre minimum de stations d'observations installées aux points stratégiques du réseau de voies privilégiées afin de détecter les déplacements massifs de populations solitaires.

SUMMARY

The principal seasonal displacements of the migratory locust *Locusta migratoria capito* (SAUSS.) in South and South-Western Madagascar take place in a general north-east - south - westerly direction. They usually coincide with a shift in the pluviometric optimum, a discriminating factor in the ecological optimum for this species. At the beginning of the rainy season, the

apparent movement of adults starts from inland and proceeds towards the coast. The locusts colonize three ecologically complementary areas in succession, namely the initial multiplication area, the transitory multiplication area and the denseness area. At the end of the rainy season, the trend of the movement is in the opposite direction.

Isolated adults mostly fly over specific routes called privileged routes of displacement, whose existence is confirmed by studies of the time and space variations in adult density. Three basic types of route are often consecutive in space — the orographic, hydrographic and maximum land clearing routes. They form the main arteries of a complex communications network between the different natural regions (junction areas, obstacles and areas of shade). Two fundamental components determine their functioning: one is static and closely connected with geomorphology and the structure of the vegetal cover, and the other is dynamic and concerns locust flying capacity and availability on the

one hand and the customary direction of the winds on the other.

These privileged displacement routes facilitate adult colonization of areas of medium humidity, densation of solitarious adults at certain points of Madagascar's South-western coastal plain (a necessary condition for triggering of gregarisation) and swarm cohesion. Knowledge of these flight routes has made it possible to suggest setting up an anti-locust warning system. The basis of such a system would be a network of experimental observation stations located at strategic points on the privileged displacement routes, for detection of large scale locust population movements.

A Madagascar, il est bien connu que les essaims grégaire du criquet migrateur, *Locusta migratoria capito* (SAUSS.), ont tendance à se déplacer en respectant la configuration du relief et en utilisant les vallées comme axes de pénétration vers l'intérieur des terres. En saison des pluies les vols se dirigent généralement vers la côte. En début de saison sèche un mouvement apparent a lieu en sens inverse.

Depuis la fin de la dernière grande invasion en 1958, l'effort de surveillance s'est concentré sur les populations de type solitaire dans le but de prévenir un nouveau départ d'invasion généralisée. En quelques années TEFORT (1969) établit que les aîlés de phase solitaires se déplacent comme les grégaire sur de grandes distances. Leurs mouvements semblent s'accomplir entre des aires saisonnièrement complémentaires où l'acridien trouve successivement des conditions écologiques favorables. Des études ultérieures confirment la réalité de ces phénomènes (WINTREBERT, 1969; LAUNOIS, 1972, 1974; LECOQ, 1972 abc, 1974, 1975; LOUVEAUX, 1972). La faculté de déplacements à longue distance des criquets de la phase solitaire apparaît alors comme un élément fondamental de la dynamique des populations. Pour comprendre la genèse des pullulations généralisées nous avons alors, au sein d'une équipe pluridisciplinaire travaillant dans le cadre d'un projet des Nations Unies (PNUD(FS)/FAO/MAG/70/523), orienté nos études dans ce sens et démontré l'exis-

tence de véritables voies privilégiées de déplacement des aîlés dans le Sud-Ouest de Madagascar.

Pour bien saisir le cadre dans lequel cette étude fut effectuée, nous rappellerons brièvement les caractères principaux des déplacements saisonniers du criquet migrateur en indiquant leurs orientations générales, les variations saisonnières et interannuelles et ce que l'on peut penser actuellement de la régularité des échanges inter-régionaux. Les méthodes permettant de mettre en évidence les principaux itinéraires de vol seront ensuite décrites ainsi que les types fondamentaux de voies privilégiées de déplacement, en insistant plus particulièrement sur le cas de l'extrême-sud de l'Ile. Les itinéraires repérés s'organisent en un réseau complexe dont la description générale sera complétée par des remarques concernant les particularités régionales. Les modalités de fonctionnement seront envisagées en tenant compte des facteurs statiques et des facteurs dynamiques qui déterminent l'itinéraire emprunté par les insectes en vol. Enfin, nous examinerons les conséquences de l'existence des voies privilégiées de déplacement sur la dynamique des populations, tant au niveau de la distribution des criquets en fonction de la nature du tapis végétal que des concentrations de populations. En dernière analyse, des aménagements concernant l'organisation des services de surveillance, de lutte et de recherche seront proposés, soulignant ainsi la portée pratique de ce type d'investigation.

1. — CARACTÈRES GÉNÉRAUX DES DÉPLACEMENTS SAISONNIERS DU CRIQUET MIGRATEUR

1.1. MÉTHODE D'ÉTUDE.

On a cru pendant longtemps que l'étude des déplacements du criquet migrateur ne pouvait s'accomplir que si l'on parvenait à recapturer le plus grand nombre d'individus marqués dans d'autres régions (DAVEY, 1959). La preuve directe des déplacements a été effectivement obtenue dans quelques cas, à Madagascar en particulier (TETEFORT et al., 1966). Cependant, les efforts accomplis pour obtenir cette preuve directe sont sans commune mesure avec les résultats obtenus. Le nombre d'insectes recapturés est généralement dérisoire par rapport au nombre d'insectes marqués (1 pour 100 000). Une amélioration a été proposée récemment par le biais de l'utilisation du marquage naturel (LAUNOIS et LECOQ, 1975; LECOQ et MEIMARIS, 1977). Il est en effet possible de distinguer différentes populations d'aîlés en fonction des caractères qui leur sont propres car ils sont liés aux conditions de croissance et de développement de l'insecte.

Depuis 1969, l'intérêt des études stationnelles intensives pour la mise en évidence des déplacements a été démontrée (LAUNOIS, 1972a; LECOQ, 1972abc, 1974, 1975; LOUVEAUX, 1972) et le déterminisme du vol a été en grande partie élucidé à la suite de recherches intensives sur des zones limitées (LECOQ, 1975).

En partant d'une conception différente LAUNOIS (1972b, 1974) a proposé une synthèse du problème acridien en appliquant la théorie dite de l'optimum pluviométrique, expression simplifiée de l'optimum écologique de l'espèce. En ce qui concerne les déplacements, il a été montré que tout se passait comme si les mouvements des aîlés étaient calqués sur le déplacement de la zone recevant mensuellement de 50 à 150 mm d'eau. L'exploitation de cette coïncidence, statistiquement vérifiée, permet de prévoir les remaniements de populations imaginales

du criquet migrateur en fonction de la distribution spatio-temporelle des précipitations. Les caractères généraux des déplacements du criquet migrateur à Madagascar ont ainsi pu être dégagés sur une base objective. Appliquée à l'Extrême-Sud malgache par l'un d'entre nous dans le cadre d'une étude approfondie des déplacements, la théorie de l'optimum pluviométrique a permis de rendre compte globalement des arrivées et des départs d'adultes à l'échelle stationnelle (LECOQ, 1975).

C'est en regroupant les faits observés et ceux déduits de l'application de la théorie de l'optimum pluviométrique que nous allons dégager les caractères généraux des déplacements d'aîlés solitaires.

1.2. ORIENTATION GÉNÉRALE DES DÉPLACEMENTS.

L'étude de la distribution spatio-temporelle des régions soumises à des conditions proches de l'optimum pluviométrique, permet de délimiter dans le Sud et le Sud-Ouest de Madagascar plusieurs aires saisonnières de reproduction qui apparaissent écologiquement complémentaires. Les populations solitaires de *Locusta* passent de l'une à l'autre de ces zones à mesure que les conditions écologiques qui y règnent deviennent optimales pour le développement de l'espèce.

Au sein du Sud-Ouest de Madagascar on peut ainsi distinguer (figure 1) :

- une aire de multiplication initiale (AMI),
- une aire transitoire de multiplication (ATM),
- une aire de densation (AD).

Le cycle annuel du criquet migrateur comporte dans ces régions de 4 à 5 reproductions (1). L'évolution pluviométrique saisonnière favorise régulièrement le déplacement des aîlés de la première et de la seconde reproductions de saison chaude (R2 et R3) vers la côte sud-ouest, et celui des aîlés de la troisième reproduction de saison chaude (R4) vers

(1) Terminologie de TETEFORT et WINTREBERT (1963). Le terme de reproduction est préféré à celui de génération en particulier devant l'impossibilité d'établir une filiation directe entre individus.

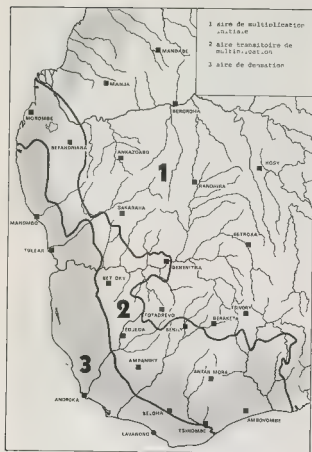


FIG 1. — Localisation des aires écologiquement complémentaires pour le Criquet migrateur dans le Sud et le Sud-Ouest de Madagascar.

en grisés: massifs forestiers.

l'intérieur des terres (la R1 désigne la reproduction de saison fraîche et sèche). Par ailleurs, l'augmentation saisonnière de la pluviosité vers le sud-ouest au cours de la saison chaude coïncide avec l'augmentation de la fréquence des situations météorologiques favorisant un phénomène de convergence sur le Sud et par voie de conséquence, une accumulation des aîlés sur l'aire de densation. Les situations des saisons intermédiaires favorisent au contraire une convergence sur le nord de l'aire d'habitat et entraînent les aîlés sur l'aire de multiplication initiale et l'aire transitoire de multiplication. Le mouvement d'ensemble est orienté NNE-SSO en début de saison

des pluies et s'inverse à l'approche de la saison sèche. Ce mouvement d'aller et retour n'est qu'un déplacement moyen, résultante d'une multitude de déplacements individuels s'effectuant dans des directions diverses sous la dépendance de facteurs comme l'orographie, les vents dominants, ... (LECOQ, 1975). Pour chaque criquet pris individuellement la durée de séjour au niveau de chaque station d'arrivée varie en fonction des conditions écologiques rencontrées. La résultante de cette multitude de déplacements individuels est finalement une localisation des populations au niveau des zones présentant de conditions écologiques (pluviométriques en particulier) optimales. Ces zones effectuant saisonnièrement un mouvement d'aller et retour orienté NNE-SSW, on comprend que les déplacements des populations acridiennes soient calqués sur ce déplacement de l'optimum écologique de l'espèce. Ce mouvement d'aller et retour est particulièrement net pour les criquets de phase solitaire très exigeants vis-à-vis des conditions hydriques de leur environnement. Les aîlés de phase grégaire subissent les mêmes contraintes mais leurs possibilités de survie très supérieures leur permettent de subsister dans des conditions de déficit pluviométrique.

1.3. VARIATIONS SAISONNIÈRES INTERANNUELLES.

Sur 35 années examinées (1938-1972), aucune ne correspond exactement au schéma de l'année moyenne, bien que le déplacement des aires soumises à l'optimum pluviométrique ait toujours lieu dans le même sens (DARNHOFER et LAUNOIS, 1973). Chaque année présente une grande originalité pluviométrique ce qui entraîne corrélativement un ajustement particulier des déplacements. A chaque nouvelle saison des pluies, l'acridien se trouve confronté à une nouvelle combinaison de conditions hydriques dont les variations spatio-temporelles sont imprévisibles dans leurs détails.

Un exemple de reconstitution des déplacements mensuels des populations est fourni pour les années 1959, 1960 et 1961 (figure 2). La dernière année

fut caractéristique d'un déclenchement de grégariation. Sur cette figure on constate que les déplacements ont lieu :

- vers la côte d'octobre 1959 à février 1960,
- vers l'intérieur des terres de mars 1960 à septembre 1960,
- vers la côte d'octobre 1960 à janvier 1961,
- vers l'intérieur des terres de février à avril 1961.

En 1959-1960, les aîlés n'atteignent pas la côte au sud-sud-ouest de l'île alors qu'ils y parviennent dès le mois de novembre en 1960-1961. Les différences observées dans l'évolution pluviométrique rendent parfaitement compte de ces différences de comportement (TETEFORT, 1969; LAUNOIS, 1974).

Entre ces aires, l'orientation générale des déplacements de populations est essentiellement sous la dépendance :

- des conditions pluviométriques déterminant l'envol,
- des conditions aérologiques conditionnant la direction et l'ampleur des vols (LECOQ, 1975).

Cependant, dans le détail, les déplacements n. s'effectuent jamais selon un front homogène. On peut montrer que les aîlés, tant solitaires que grégaires, se déplacent selon des axes principaux que nous appelons voies privilégiées de déplacement.

2. — MISE EN ÉVIDENCE DES VOIES PRIVILÉGIÉES DE DÉPLACEMENT DES AÎLÉS

2.1. MÉTHODE D'ÉTUDE.

Les conditions de vol des aîlés sont très différentes selon l'état phasaire de l'acridien. Les criquets de phase solitaire ont tendance à voler en début de nuit alors que ceux de phase grégaire se déplacent au milieu de la journée. On considère généralement

que les criquets grégaires volent plus haut, plus longtemps et plus loin que les criquets solitaires. Par ailleurs, il a souvent été observé que les grégaires suivent des itinéraires particuliers et tout porte à croire qu'il en va de même pour les solitaires.

Comme ces itinéraires correspondent à des formations orographiques, hydrographiques ou végétales particulières, un recensement des principaux axes potentiels de vol par étude cartographique et reconnaissance aérienne a été effectué. L'utilisation de ces axes par les acridiens de phase solitaire est démontrée par l'examen des archives acridiennes et par des études locales portant sur la distribution des populations solitaires en déplacement.

Les déplacements des populations imaginales en phase solitaire sont d'abord reconstitués à partir d'une étude détaillée des signalisations d'archives, pour la période 1950-1972, en notant les coïncidences entre les départs et les arrivées des aîlés dans les différents secteurs de surveillance acridienne. Dans tous les cas, seuls les mouvements les plus importants sont pris en considération. Lorsque plusieurs possibilités sont offertes quant à l'orientation du déplacement, l'aire la plus probable des départs a été choisie comme étant la plus proche de l'aire d'arrivée. L'application de cette méthode montre que les déplacements de début de saison pluvieuse se font toujours selon les mêmes axes. Dans l'aire de multiplication initiale certaines régions sont mieux drainées que d'autres sans que l'on puisse déceler de différence importante dans la structure du tapis végétal. Dans l'aire transitoire de multiplication les différents passages d'aîlés sont détectés au niveau de sites particuliers. Enfin, dans l'aire de densation, les populations immigrantes ne se répartissent pas uniformément sur toutes les stations de la bordure côtière bien que les biotopes y soient équivalents. Le cas particulier de l'Extrême Sud, où des études intensives ont été réalisées sur plus de 30 stations côtières, fournit un bon exemple de la démonstration de l'existence de ces voies privilégiées de déplacement. Il sera étudié en détail au paragraphe 2.3.

2.2. LES TYPES FONDAMENTAUX DE VOIES PRIVILÉGIÉES DE DÉPLACEMENT.

Les principaux axes de déplacement des populations solitaires du criquet migrateur sont présentés dans la figure 3. D'après leur nature, trois types de voies peuvent être distingués :

- le type orographique,
- le type hydrographique,
- le type discontinuité structurale du tapis végétal.

Les axes orographiques sont généralement très spectaculaires. Ils se situent à l'intérieur des terres, dans l'aire de multiplication initiale. Ils correspondent à des dénivellations souvent importantes ou à des alignements de vallées parallèles (Ouest Homrombe par exemple) qui forment de véritables couloirs drainant les populations migrantes vers d'autres régions. Les autres voies orographiques sont liées à la présence de massifs montagneux ou de fronts de falaises

Les voies orographiques sont souvent relayées par des voies hydrographiques. Les aîlés ont tendance à suivre le cours des fleuves ou des rivières lorsque le relief devient trop faible pour influencer sur l'écoulement de l'air à l'altitude du vol des insectes. Ce cas est fréquent dans l'aire transitoire de multiplication et se rencontre parfois dans l'aire de densation.

Enfin, dans les zones côtières aréiques et couvertes de fourrés denses (bush), en l'absence d'autres éléments directionnels, les axes de défrichement maximum sont préférentiellement empruntés par les aîlés. Cette situation est très fréquente dans l'aire de densation.

En fait, la distinction entre ces trois types de voies n'est pas toujours possible. Il arrive que des voies

orographiques soient aussi des voies hydrographiques et de défrichement, ou bien que des voies hydrographiques soient confondues avec des axes de défrichement. Il faut également souligner que ces itinéraires sont empruntés par la majorité des populations solitaires mais que d'autres parcours peuvent occasionnellement être utilisés. Enfin, si les solitaires utilisent ces trois types de voies, les grégaires ont tendance à négliger les axes de défrichement qui constituent des éléments directionnels auxquels ils sont moins sensibles.

Ces itinéraires de vol ne sont pas homogènes sur toute leur longueur. Ils peuvent être décrits comme une succession d'étapes reliant entre eux des sites privilégiés. On peut également concevoir ces voies privilégiées de déplacement comme un ensemble de possibilités offertes au *Locusta*, possibilités dont une partie seulement est utilisée par les aîlés en vol. En début de saison des pluies, l'éventail du choix diminue au fur et à mesure que ceux-ci se rapprochent de la côte.

2.3. LE CAS PARTICULIER DE L'EXTRÊME SUD.

En début de saison chaude, avec l'avance de la pluviométrie vers le sud, un flux d'imagos allochtones de la première reproduction de saison chaude (R2) venant du nord envahit les stations de l'aire de densation et en particulier celles de la plaine côtière de Lavanono (figure 1). Cette plaine, large de quelques kilomètres, est longue d'environ 25 kilomètres. Les arrivées d'adultes solitaires de la R2 y ont été étudiées en détail sur une trentaine de stations (LECOQ, 1975). La répartition de ces individus allochtones R2 est indiquée dans la figure 4. On constate une forte hétérogénéité de l'abondance relative des apports selon les stations. Les plus

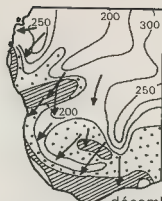
FIG. 2. — Reconstitution des déplacements du Criquet migrateur en saison des pluies, au cours des années 1959-1960 et 1960-1961, dans le Sud-Ouest de Madagascar.
Les déplacements sont représentés par les flèches surimposées aux cartes isohyètes. Les chiffres indiquent les précipitations en mm d'eau, en hachures : pluviométrie mensuelle comprise entre 50 et 100 mm, en pointillés : pluviométrie mensuelle comprise entre 100 et 150 mm.



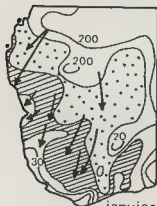
octobre 1959



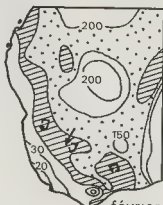
novembre



décembre



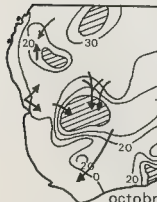
janvier 1960



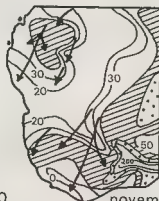
février



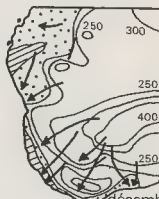
mars



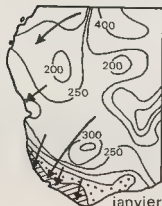
octobre 1960



novembre



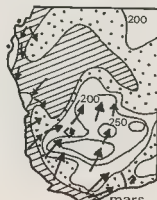
décembre



janvier 1961



février



mars

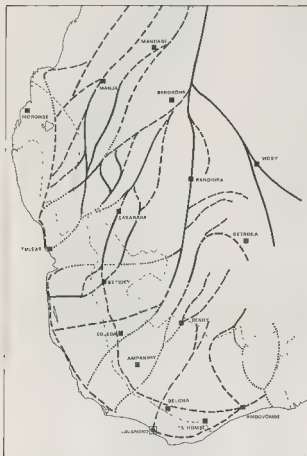


FIG 3. — Les types de voies privilégiées de déplacement du Criquet migrateur dans le Sud-Ouest de Madagascar.
 en trait plein épais : voie orographique,
 en pointillés : voie hydrographique,
 en tirets : voie de défrichement maximum (discontinuité végétale).

importants ont régulièrement lieu sur les sites de Betindria et d'Ananademby, c'est-à-dire au nord de la plaine, alors que les stations du sud ainsi que celles situées entre Betindria et Ananademby sont beaucoup moins fréquentées. Chaque année, il existe donc sur la plaine côtière deux pôles très nets d'arrivées où se concentrent les imagos allochtones.

Dans le cadre des déplacements interstationnels, il semblerait logique de s'attendre à une répartition au hasard des imagos sur la bordure côtière, d'autant que dans cette région tous les biotopes acridiens présentent des potentialités équivalentes; en parti-

culier tous les groupements végétaux herbacés appartiennent à la même alliance (DURANTON, 1975). Aucune explication locale à cette hétérogénéité de distribution n'a pu être trouvée. Par contre, sur le plan régional, on constate que la plaine de Lavanono est bordée au nord par le plateau Karimbola. A partir des cartes de l'I.G.N. au 1/100 000^e un schéma topographique des principales zones défrichées (cultures, friches et pâturages), embroussaillées et boisées (bush) a pu être dressé. L'étude de la répartition de ces différentes formations végétales révèle alors l'existence d'axes privilégiés où le défrichement est maximum (figure 5). L'orientation de ces axes permet de rendre compte de la répartition hétérogène des imagos allochtones dans l'Extrême-Sud. Un tel axe orienté NNE-SSW relie en effet les zones déboisées de la péninsule Antandroy au nord, à la bordure côtière du sud (plaine de Lavanono). Du nord au sud, cet axe dessert en particulier les zones de Tsimilofo, Beloha, Ankatrafay et vient déboucher sur la partie nord de la plaine de Lavanono. En regard de celle-ci, il est d'ailleurs possible d'individualiser deux branches, l'une venant déboucher sur la zone d'Ananademby et l'autre sur celle de Betindria. Cet axe constitue ainsi une voie reliant, à travers la zone de bush du plateau Karimbola, les régions d'origine des imagos allochtones (aire de multiplication initiale et aire transitoire de multiplication) aux lieux où sont observés les plus fortes concentrations d'immigrants (aire de densation). Une troisième branche de cette voie principale Tsimilofo-Beloha-Lavanono part de la région d'Ankatrafay pour se diriger vers le sud de la plaine de Lavanono. Cette voie est nettement moins marquée que les deux autres et l'embroussaillage y est important. Par ailleurs, une autre voie se trouve orientée NW-SE, c'est-à-dire perpendiculairement aux deux autres et à la direction générale des vents permettant des apports sur la plaine; elle constitue plutôt un frein à l'avance normale des adultes. Une dernière voie, orientée E-W, débouche sur l'extrême-sud de la plaine; elle semble pouvoir expliquer les densités d'ailés allochtones légèrement plus élevées dans cette zone que dans la partie centrale.

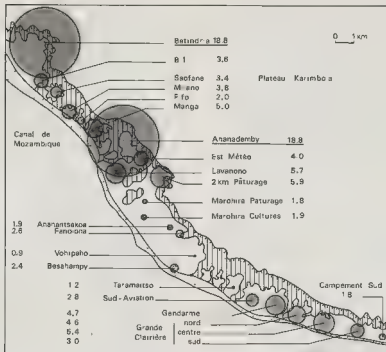


FIG. 4. — Répartition des arrivées d'ailes R2 sur la plaine de Lavanono en début de saison des pluies. Moyennes de 1963 à 1973.

Chaque cercle a un diamètre proportionnel à l'augmentation de densité occasionnée par les apports d'imagos allochtones sur la station correspondante. Le nom de chaque station est accompagné de la valeur moyenne de l'augmentation de densité exprimée en nombre d'imagos observés sur un parcours de 100 pas

hachures verticales : bush,
 en pointillés : dunes,
 en blanc : pâturages et cultures,
 le trait denté indique la falaise.

3. — DESCRIPTION DU RÉSEAU DES VOIES PRIVILÉGIÉES DE DÉPLACEMENT DU SUD ET DU SUD-OUEST MALGACHE

3.1. ASPECT GÉNÉRAL DU RÉSEAU.

Le réseau des voies privilégiées de déplacement du Sud et du Sud-Ouest de Madagascar est représenté sur la figure 6 dont l'étude suggère quelques commentaires préliminaires.

Il apparaît tout d'abord que quatre axes principaux se détachent au sein du réseau. Chacun de ces axes majeurs est à l'origine de l'individualisation de quatre sous-réseaux, chacun reliant entre eux des ensembles de régions naturelles différents.

La notion de réseau implique de plus qu'il existe des interconnexions entre les différentes voies de déplacement. Ces interconnexions sont appelées carrefours. Leur importance relative est fonction des différences de destination vers lesquelles conduisent les voies concernées. Si deux ou plusieurs voies conduisent par des itinéraires différents à une même destination, leur effet de carrefour est sans conséquence notable sur la distribution des populations migrantes. Au contraire, si les voies en intersection

conduisent à des destinations différentes, la distribution des populations migrantes peut être profondément modifiée en fonction de conditions météorologiques légèrement différentes.

Enfin, à l'opposé des voies de déplacement, il existe des zones de moindre passage qui correspondent à des obstacles entravant la progression des acridiens. Ces obstacles sont généralement de nature orographique, mais ils peuvent être liés aux conditions météorologiques ou à la structure du tapis végétal. L'existence de ces obstacles est à l'origine de l'effet d'ombrage : les biotopes situés dans le prolongement des obstacles sont plus difficilement ou plus tardivement colonisés que les biotopes situés dans les axes des voies de déplacement.

Les principaux éléments des réseaux vont maintenant être successivement présentés.

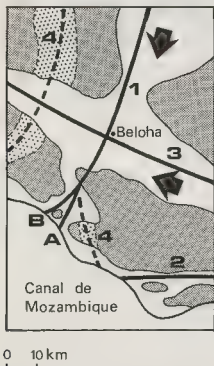


FIG. 5. — Représentation schématique des voies privilégiées de déplacement du Criquet migrateur dans l'Extrême-Sud de Madagascar

1 : voie principale Beloha-plaine de Lavanono (A : Ananademby, B : Betindria) fonctionnant avec les vents de NNE;
2 et 3 : voies transversales fonctionnant avec les alizés de SE;
4 : voies secondaires (défrichement moindre).

3.1.1. Les sous-réseaux.

Au nombre de quatre, les sous-réseaux relient entre elles les populations acridiennes appartenant à un ensemble de régions naturelles :

— le sous-réseau I (Manja - Befandriana-Sud - Manombo) relie les plaines du nord Mangoky (AMI) à la plaine de Befandriana (ATM) et à l'embouchure de la Manombo (AD);

— le sous-réseau II (Berorofoha - Sakaraha - Tuléar) relie les grandes plaines du Moyen-Ouest (AMI) aux plaines et plateaux de la région de Sakaraha (ATM) et à la plaine de Tuléar (AD);

— le sous-réseau III (Berorofoha - Satrokala - Ianakafy - Fotadrevo - Androka) relie les grandes plaines du Moyen-Ouest et le Nord Horombe (AMI) à la péninsule de Bekily-Fotadrevo (ATM) puis à la plaine côtière du Sud-Sud-Ouest (AD);
brise de mer; DARNHOFFER, 1973 b).

— le sous-réseau IV (Beraketa - Tsivory - Antanimora - Lavanono) relie les plaines de Beraketa et de Tsivory (AMI) au plateau Antandroy (ATM) et enfin à la plaine côtière de Lavanono (AD).

Ces quatre sous-réseaux correspondent en fait à des axes moyens de déplacements saisonniers. Ils ne fonctionnent pas de façon indépendante les uns des autres et des échanges de populations sont possibles, principalement au niveau des carrefours importants.

3.1.2. Les grands carrefours.

Au sein du réseau des voies privilégiées de déplacement, à chaque embranchement, la destination finale des aîlés en vol est remise en cause en fonction de la direction et de la force du vent au moment du vol. De ce fait, l'importance d'un carrefour se définit sur la base de l'incidence d'une faible modification de la direction du vent sur le parcours des criquets.

Deux types de carrefours sont alors distingués :

— Les carrefours de faible importance où les modifications de direction des vents sont sans conséquence décisive sur la destination finale. Seul l'itinéraire est quelque peu modifié. C'est le cas des carrefours du sous-réseau I.

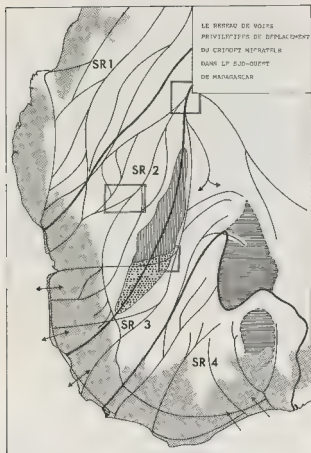


FIG. 6. — Aspect du réseau des voies privilégiées de déplacement du Criquet migrateur dans le Sud-Ouest de Madagascar.

massif montagneux,
massif forestier,
effet d'ombrage,
principaux carrefours,
limites des sous-réseaux,
sous-réseau 1,
principales voies privilégiées de déplacement,
zone d'influence maximale du front de brise de mer-brise de terre,
zone d'influence des alizés,
zones mal drainées (brassages de populations plus faibles qu'ailleurs).

— Les carrefours importants où un faible changement de la direction du vent est susceptible d'imposer des destinations très différentes aux populations migrantes. Trois carrefours de ce type sont particulièrement nets :

- le carrefour de Beroroha : les populations en transit peuvent s'orienter soit vers l'Horombe (SSE), soit vers les plaines du Sud Mangoky (SSO);
- le carrefour de Sakaraha : les aîlés se dirigent soit vers le delta du Fiherenana (SO), soit vers la vallée de la Sakondry ou celle de la Taheza (SSO);
- le carrefour de Benenitra : les populations longeant le massif de l'Isalo se dirigent soit en direction de la vallée de l'Onilahy (O), soit en direction de Fotadrevo (SSO).

Les répercussions de ces possibilités de brassage de populations sont nettement ressenties dans la région de Betioky ayant fait de notre part l'objet d'études intensives pendant plusieurs années. En début de saison des pluies, cette région est colonisée par des populations d'origine fort diverses. Ces faits montrent qu'il n'y a pas une étanchéité absolue entre les sous-réseaux. Des anomalies de trajet dans les vols sont toujours possibles. Cependant elles sont peu fréquentes, ce qui, dans une conception statistique, justifie l'existence des voies privilégiées de déplacement.

3.1.3. Les obstacles.

L'existence des itinéraires de vol est principalement liée à la moindre résistance à l'écoulement des masses d'air; les obstacles de nature orographique jouent en ce sens un rôle prépondérant. Cependant, il en existe d'autres de nature différente :

— Les obstacles d'ordre climatique, créés par un vent régulier de secteur donné ou un système de vents ayant un effet de piège (système brise de terre-brise de mer; DARNHOFFER, EPBABI).

— Les obstacles liés à la présence d'importantes masses d'eau, qu'elles soient lacustres ou marines.

— Les obstacles liés à la structure du tapis végétal (massifs forestiers importants). Rappelons à ce propos que le criquet migrateur occupe électivement les formations herbacées.

Lorsque les obstacles à la progression des individus sont suffisamment étendus, ils ont des conséquences sur la distribution des populations migrantes. Des effets d'ombrage sont particulièrement nets sur

la plaine côtière, en regard des vastes étendues de bush du plateau Mahafaly. Il en va de même pour la région des cuestas, de la Sakoa et de la Sakamena « sous ombrage » du massif de l'Isalo.

3.2. PARTICULARITÉS RÉGIONALES.

3.2.1. Structure du sous-réseau III.

Nous décrivons les grandes lignes structurales de ce sous-réseau en nous plaçant dans le cadre d'un déplacement de début de saison des pluies. Le plateau de l'Horombe, appartenant à une aire initiale de multiplication, constitue alors une zone de départ des populations de la première reproduction de saison chaude (R2). Dans cette zone, les populations migrantes suivent les vallées généralement orientées NE-SW et sont drainées en direction Sud - Sud-Ouest par les importantes voies privilégiées de déplacement de l'Ouest Horombe. Les populations émigrantes colonisent alors les stations de l'ouest de la pénélaine de Bekily-Fotadrevo situées dans l'aire transitoire de multiplication. La deuxième étape de ce déplacement orienté peut alors intervenir. Les aîlés suivent les voies hydrographiques du bassin de la Linta pour atteindre la plaine côtière Mahafaly essentiellement dans la région d'Androka.

Trois types de régions sont ainsi exploitées en début de saison des pluies :

— Les régions de départ où s'est développée la reproduction de saison sèche (R1) :

- nord Horombe,
- est de la pénélaine de Bekily-Fotadrevo, (le drainage des populations de l'est Horombe paraît beaucoup plus problématique en raison de l'orientation des vallées et de la présence des seuils rocheux de l'axe Benato-Isoanala).

— Les régions de transit :

- ouest Horombe,
- basse vallée de la Linta.

— Les régions d'accumulation :

- abords immédiats d'Androka.

Les possibilités de colonisation latérale sont fortement limitées par l'effet de « cisaillement » dû, ici, à l'alternance journalière de la brise de mer et de la brise de terre perpendiculaire à la côte. Ces zones d'accumulation peuvent constituer de véritables pièges naturels quand elles sont situées dans des régions climatiquement hostiles au *Locusta* (plaine de Ranotsara par exemple).

Lors des mouvements de fin de saison chaude, les voies privilégiées de déplacement tendent à être utilisées en sens inverse. Le plateau de l'Horombe et la pénélaine de Bekily-Fotadrevo deviennent alors des aires de dispersion. Loin d'assurer la cohésion des populations, les itinéraires hydrographiques de vol favorisent à cette époque la dispersion des individus puisque le réseau hydrographique est emprunté d'aval en amont.

3.2.2. Particularités des autres sous-réseaux.

Les structures fondamentales du sous-réseau III se retrouvent dans les sous-réseaux I et II, à ceci près que l'aire de multiplication initiale a une plus grande extension septentrionale. Par contre, le sous-réseau IV présente plusieurs aspects originaux :

— Aspect géographique et climatique : sa position méridionale le rend tributaire de conditions aérologiques très différentes de celles des autres sous-réseaux. Cet ensemble de régions est ici exposé aux vents de secteur sud-est sans la protection des montagnes de l'Est.

— Aspect géomorphologique : la présence du cirque Manambien modifie profondément les structures types des aires de multiplication initiale dont la surface est ici limitée par les montagnes de l'Est.

— Aspect hydrologique : ce sous-réseau est formé de la juxtaposition de trois réseaux élémentaires dépendant respectivement des bassins versants quelque peu divergents de la Menarandra, de la Manambovo et du Mandraro.

4. — MODALITÉS DE FONCTIONNEMENT DES VOIES PRIVILÉGIÉES DE DÉPLACEMENT

Les facteurs intervenant dans le fonctionnement des voies privilégiées de déplacement seront étudiés en fonction de leurs caractères statiques d'une part et de leurs caractères dynamiques d'autre part. Par éléments statiques il faut entendre les éléments d'ordre orographique, hydrographique et de discontinuité du tapis végétal qui sont fixés de façon durable. Par éléments dynamiques sont désignés les conditions momentanées du déterminisme des itinéraires de vol en fonction de la motivation du criquet et des conditions aérologiques alors réalisées.

4.1. CARACTÈRES STATIQUES.

4.1.1. *Facteurs orographiques.*

L'action perturbatrice d'un profil montagneux sur le vent dépend de trois facteurs principaux :

- la forme du relief,
- la vitesse du vent,
- la stabilité atmosphérique.

En général, les filets d'air ont tendance à épouser plus ou moins le profil du relief. Si la direction de l'air n'est pas perpendiculaire aux éléments linéaires du relief, l'écoulement de l'air est en outre dévié dans les basses couches selon une direction se rapprochant de celle de l'axe principal du relief. Dans le cas des vallées, il se développe un système de brises dont l'effet se combine plus ou moins avec le vent dominant ou peut même devenir prépondérant. Après le coucher du soleil, il s'établit une circulation d'air perpendiculaire à la ligne de plus grande pente et résultant de la combinaison d'une brise de pente et d'une brise de vallée descendantes. La tranche d'air concernée atteint 100 à 200 mètres. L'influence du vent dominant est alors à son minimum par suite de la structure stable de l'air dans la vallée (inversion nocturne). Les aîlés solitaires, volant de nuit, ont donc tendance à suivre le déplacement de ces brises qui les entraînent peu à peu vers les

plaines. Le sud de l'Ouest Horombe constitue un bon exemple de l'influence du facteur orographique. Dans cette région, une série de plis parallèles les uns aux autres forment de véritables couloirs influençant fortement la direction des filets d'air à basse altitude. Au moment des déplacements des aîlés, leur vol est facilité par les effets de ces formations orographiques sur l'écoulement de l'air.

4.1.2. *Facteur hydrographique.*

Il contribue à faciliter les mouvements des aîlés à trois niveaux :

— Par effet de friction : les rives des fleuves et rivières sont généralement boisées ce qui entraîne un ralentissement du vent au-dessus des terres. En comparaison, le déplacement des aîlés est plus facile au-dessus du lit du fleuve.

— Par restitution différentielle de chaleur au cours de la nuit entre les berges et le lit du fleuve. Il se crée une zone d'aspiration dont les criquets tirent profit pour voler plus facilement si le fleuve est en eau (en surface ou sous le sable).

— Par un léger effet de brise de vallée lorsque le cours d'eau est encaissé.

L'ensemble de ces facteurs crée une sorte de gouttière de circulation d'air qui facilite le vol des insectes.

4.1.3. *Facteur discontinuité végétale.*

Toute la bordure côtière sud-ouest de Madagascar est recouverte d'un massif forestier entaillé de zones de défrichement plus ou moins alignées selon la topographique et la nature pédologique du sol. Les zones rudéralisées se réchauffent plus fortement que les forêts environnantes au cours de la journée, il se crée ainsi des courants ascendants qui atteignent une puissance maximale entre 16 et 17 heures pour s'annuler en début de nuit. Plus tard, il se forme au-dessus des zones défrichées des masses d'air plus fraîches et plus stables que celles recouvrant le bush voisin. Ces masses d'air favorisent alors les atterrissages d'aîlés. Si cet effet est réellement important pour le criquet, il faciliterait donc les envois au

crépuscule et les arrivées pendant la nuit. En d'autres termes, ces voies privilégiées de déplacement seraient aussi des zones privilégiées de décollage et d'atterrissage.

Le fonctionnement de ces itinéraires balisés par le défrichement de la végétation ligneuse peut se justifier aussi par l'existence d'une réaction de type photohorotaxique de l'acridien. Ce terme désigne la tendance manifestée par beaucoup d'insectes à suivre la limite entre des bandes blanches et des bandes noires. Survolées à basse altitude (500 mètres environ), ces zones défrichées, vues en enfilade, forment en effet des percées claires au milieu d'un couvert forestier beaucoup plus sombre. Le contraste est encore renforcé par les faibles luminosités au moment du crépuscule et la couleur claire des sols des régions concernées (sables blancs).

Quelles que soient les conséquences réelles de l'effet des discontinuités végétales, leur action n'est maximale que sous l'influence de vents de faible gradient.

4.2. CARACTÈRES DYNAMIQUES.

4.2.1. *Disponibilité du criquet migrateur.*

Les voies privilégiées de déplacement ne sont pas utilisées pendant toute l'année. Cela tient à la fois aux conditions du milieu et à l'évolution de la disponibilité du criquet au cours des saisons. Parfois les conditions météorologiques conviennent au vol, mais les criquets ne sont pas en mesure de répondre aux circonstances stimulant le vol. Il en va de même si la population est à l'état embryonnaire ou à l'état larvaire ou si les imagos sont trop jeunes ou trop vieux. Les adultes les plus aptes au vol sont les femelles en début de vitellogénèse avant la ponte ou en interponte. Les mâles seraient moins nombreux que les femelles à voler de façon soutenue.

4.2.2. *Conditions de vol.*

Les voies privilégiées de déplacement dans le sud et le sud-ouest de Madagascar ne fonctionnent jamais

toutes ensembles, car leur utilisation dépend des conditions aérologiques locales et en particulier du vent dominant. A chaque type de temps correspond l'ouverture d'un certain nombre d'itinéraires selon lesquels le vol est dirigé et, au contraire, la fermeture fonctionnelle de certains autres.

Les voies privilégiées de déplacement apparaissent en définitive comme des éléments de contrainte qui canalisent les déplacements des populations migrantes. Secondairement, elles ont pour effet de faciliter les déplacements en réduisant les dépenses d'énergie de la part du criquet, celui-ci exploitant des conditions aérologiques qui lui sont globalement favorables.

5. — CONSÉQUENCES DE L'EXISTENCE DES VOIES PRIVILÉGIÉES DE DÉPLACEMENT SUR LA DYNAMIQUE DES POPULATIONS

5.1. DISTRIBUTION DES AILÉS EN FONCTION DU MILIEU VÉGÉTAL.

Les étapes successives formant finalement les voies privilégiées de déplacement sont généralement des formations herbacées mésotrophes, presque toujours organisées autour des points d'eau. Ces sites sont plus froids que les zones périphériques dans la journée ce qui entraîne une différence des vents locaux et une diminution brutale du pouvoir sustentateur de l'air en début de nuit, d'où une plus grande facilité d'atterrissage dans ces zones potentiellement favorables au développement du criquet migrateur.

5.2. RÉDUCTION DES BRASSAGES DE POPULATIONS.

5.2.1. *Concentration des imagos de phase solitaire en début de saison des pluies.*

Par suite du système de vents dominants de secteur NE, généralement développé en début de saison des

pluies, les ailés solitaires ont tendance à se regrouper sur la bordure côtière au sud - sud-ouest de l'Ile (DARNHOFFER, 1973 a), dans l'aire de densation. Au fur et à mesure que les ailés s'approchent de la côte les surfaces colonisables diminuent (LAUNOIS, 1972 b, 1974). De plus, ils tendent à s'accumuler aux points d'aboutissement des voies privilégiées de déplacement : delta de la Manomba, delta du Fiherenana, estuaire de la Linta, plaine de Lavanono. Ce phénomène augmente les possibilités de grégatisation ultérieure car une dispersion des populations sur l'ensemble de la côte est peu probable. De toute façon, les femelles allochtones sont généralement en fin de vitellogénèse et pondent très peu de temps après leur arrivée. Les voies privilégiées de déplacement renforcent donc la probabilité d'obtenir des pontes groupées sur certains sites côtiers en saison chaude. LECOQ (1975) a démontré que cette concentration d'adultes solitaires sur des sites privilégiés (rendue en grande partie possible du fait de l'existence de ces voies de déplacement) constitue le prélude absolument indispensable au déclenchement de la grégatisation et à une invasion généralisée de la Grande Ile. Par contre, en début de saison fraîche, l'effet est contraire et le brassage des populations devient très important.

5.2.2. *Maintien de la cohésion des imago de phase grégaire.*

Le vol des essaims le long des versants ensoleillés facilite le regroupement des individus en plaine surtout au début de la saison des pluies lorsque les vents dominants du nord et du nord-est tendent à les ramener vers la côte ouest et sud-ouest (TETEFORT et MULLER, 1972). On peut donc admettre que la cohésion des grégaires se trouve ainsi renforcée. D'ailleurs, des exemples de lutte prévisionnelle sont signalés pendant la dernière invasion (1941-1956) où des parcours types ont été balisés de village en village en considérant les lignes de relief, ceci afin de prévoir le déplacement des formations grégaires et d'organiser la lutte dans les zones clés.

5.3. INCIDENCES PRATIQUES.

5.3.1. *Organisation de la surveillance antiacridienne.*

Le choix des stations de surveillance intensive dépend de leur représentativité au sein des principales régions naturelles du Sud et du Sud-Ouest de Madagascar et de leur distribution spatiale par rapport aux grands axes de déplacements saisonniers du criquet migrateur. L'étude des régions naturelles (DURANTON, 1973, 1975) et des voies privilégiées de déplacement permet donc de concevoir un plan de surveillance rationnel fondé sur un nombre restreint de stations (LAUNOIS, 1973, 1974). Les sites d'observation correspondent à des points stratégiques ce qui diminue d'autant le coût de la surveillance, permet une meilleure compréhension des événements et laisse envisager la création d'un véritable service d'avertissement antiacridien.

5.3.2. *Organisation de la lutte.*

L'organisation de la lutte doit se faire à partir des lieux d'arrivée des voies privilégiées de déplacement des ailés solitaires dans l'aire de densation dès que les mouvements des populations deviennent importants. Le détail des structures à mettre en place a été discuté par ailleurs (LAUNOIS, 1973).

5.3.3. *Organisation de la recherche.*

La plus grande probabilité d'observer des déplacements d'ailés solitaires sur des itinéraires particuliers est un élément favorable à la mise en place d'études précises sur les vols nocturnes. En particulier, l'utilisation du radar pour le dépistage des individus en vol est parfaitement réalisable (SCHAEFER, 1976). Par ailleurs, il a été possible de tirer parti de la connaissance des échanges de populations entre régions naturelles pour étudier l'effet des changements brusques de régimes alimentaires sur la physiologie de l'insecte, chaque région naturelle présentant des ressources alimentaires différentes pour le criquet migrateur (LAUNOIS-LUONG, 1975).

CONCLUSIONS GÉNÉRALES

Au sein de l'aire de dispersion du criquet migrateur malgache, les principaux déplacements des aîlés de phase solitaire ont lieu selon une direction générale nord-est - sud-ouest. Ils aboutissent à l'établissement d'une coïncidence spatio-temporelle avec l'optimum pluviométrique de développement de l'espèce qui est réalisé pour une pluviométrie mensuelle de l'ordre de 50 à 150 mm. La variabilité inter-mensuelle et inter-annuelle de la répartition spatiale et temporelle des précipitations explique de façon satisfaisante les particularités de la plupart des vols. En début de saison des pluies, les aîlés se déplacent de l'aire de multiplication initiale vers l'aire transitoire de multiplication, puis vers l'aire de densation. Le mouvement inverse se produit en début de saison sèche en ayant toutefois des caractères qui lui sont propres en raison de la subsistance d'enclaves pluviométriques.

Les aîlés de phase solitaire volent en utilisant des itinéraires particuliers : les voies privilégiées de déplacement. Elles sont mises en évidence par l'étude des variations spatiales des densités numériques des populations imaginaires et par l'hétérogénéité de distribution des aîlés sur les sites d'arrivées le long de la bande côtière au sud-ouest de l'île. D'après leurs caractéristiques fondamentales on distingue les voies orographiques, hydrographiques et de défrichement maximum. Les deux premières sont également empruntées par les grégaires comme le prouve l'exploitation des archives relativement abondantes à ce sujet puisque les grégaires volent de jour alors que les solitaires volent plutôt en début de nuit.

Ces voies privilégiées de déplacement sont liées à la géomorphologie, à la structure du tapis végétal et à la climatologie des régions concernées. Elles sont organisées en un réseau complexe dont une description a pu être donnée. D'autres facteurs dynamiques interviennent pour faciliter le vol des aîlés solitaires :

- facteurs biologiques (disponibilité des criquets),
- facteurs météorologiques (types de temps, force et direction des vents).

Le système présente une efficacité maximale lorsque d'importantes populations disponibles sont soumises à des vents dominants réguliers. L'itinéraire suivi par les aîlés migrants dépend alors de la direction des vents favorisant l'accès des voies de déplacement dont la direction est la plus proche de la leur.

L'importance de l'existence de ces itinéraires particuliers sur la dynamique des populations est indéniable. Ils facilitent la colonisation par les aîlés des milieux mésotrophes, la concentration des solitaires sur certaines zones de l'aire de densation en augmentant ainsi les chances de grégation, et maintiennent la cohésion des essaims en période d'invasion. Il en résulte des recommandations pratiques en matière de surveillance, de lutte et de recherche à la suite de la mise en évidence de sites stratégiques d'observation du comportement du criquet migrateur dans le Sud et le Sud-Ouest de Madagascar.

BIBLIOGRAPHIE

- ARCHIVES ACRIDIENNES, 1938-1973. — Station de Recherches Acridiennes, Betioky-Sud, Madagascar.
- DAVEY (J.T.), 1959. — The African Migratory Locust (*Locusta migratoria migratoroides*, R. et F.) in the central Niger delta. II. The ecology of *Locusta* in the semi-arid lands and seasonal movements of populations. *Locusta*, 7, p. 1-180.
- DARNHOFFER (T.O.), 1973 a. — Relation entre les augmentations de la densité imaginaire du criquet migrateur sur la plaine de Lavanono et les périodes dépressionnaires. Rapport interne du Projet de Recherches sur le Criquet Migrateur Malgache. *PNUD (FS)FAO/MAG/70/523*, 13 pages, 30 fig.
- DARNHOFFER (T.O.), 1973 b. — Le régime du vent dans le Sud et le Sud-Ouest de Madagascar en relation avec le criquet migrateur. Rapport interne du Projet de Recherches sur le Criquet Migrateur Malgache. *PNUD (FS)FAO/MAG/70/523*, 11 pages, 50 fig.
- DARNHOFFER (T.O.) et LAUNOIS (M.), 1973. — L'optimum pluviométrique du criquet migrateur malgache. Principes et applications. Publication FAO, *PNUD (FS) MML/MET/9*, Rome, 77 pages, 20 fig.

- DURANTON (J.F.), 1974. — Les ensembles écologiques du Sud et du Sud-Ouest de Madagascar en relation avec le Criquet Migrateur. *PNUD (FS) MML/BIO/10*, publication FAO, Rome, 63 pages.
- DURANTON (J.F.), 1975. — Recherches phytosociologiques dans le Sud et le Sud-Ouest de Madagascar. *Thèse Doctorat d'Etat*. Coopération Technique Française Editeur, Paris, 182 pages.
- LAUNOIS (M.), 1972 a. — Contribution à l'étude du fonctionnement ovarien du criquet migrateur *Locusta migratoria capito* (SAUSS.) dans la nature. *Ann. Zool.-Ecol. anim.*, n° hors série, 55-116.
- LAUNOIS (M.), 1972 b. — Les pullulations saisonnières du criquet migrateur *Locusta migratoria capito* (SAUSS.) à Madagascar. *PNUD (FS) MML/BIO/3*, publication FAO, Rome, 29 pages.
- LAUNOIS (M.), 1973. Le service d'avertissement anticridien à Madagascar. Conception et réalisation. *PNUD (FS) MML/BIO/9*, publication FAO, Rome, 20 pages.
- LAUNOIS (M.), 1974. — Influence du facteur pluviométrique sur l'évolution saisonnière du criquet migrateur *Locusta migratoria capito* (SAUSS.) en phase solitaire et sur sa grégarisation à Madagascar. *Thèse Doctorat d'Etat*, Ministère de la Coopération, Paris, 159 pages.
- LAUNOIS (M.) et LECOQ (M.), 1976. — Essai d'utilisation de marques naturelles pour la caractérisation des populations solitaires du criquet migrateur malgache et la mise en évidence de déplacements. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 283 (D), 89-92.
- LAUNOIS-LUONG (M.H.), 1975. — L'alimentation du criquet migrateur *Locusta migratoria capito* (SAUSS.) en phase solitaire à Madagascar. Régimes et effets. *Thèse Doctorat d'Etat*, Ministère de la Coopération, Paris, 202 pages.
- LECOQ (M.), 1972 a. — Contribution à l'étude des déplacements des populations imaginaires de *Locusta migratoria capito* (SAUSS.) dans la nature. *Ann. Zool.-Ecol. anim.*, n° hors série, 225-262.
- LECOQ (M.), 1972 b. — Rapport d'activité de la station de recherche acridienne de Beloha (oct. 71-janv. 72). Multigraphié, projet de recherches sur le criquet migrateur malgache, *PNUD (FS) FAO/MAG/70/523*, 48 pages, 27 fig.
- LECOQ (M.), 1972 c. — Les apports de populations solitaires du criquet migrateur sur la plaine côtière de Lavanono en début de saison des pluies. Multigraphié, Projet de Recherches sur le Criquet Migrateur Malgache, *PNUD (FS) FAO/MAG/70/523*, 16 pages, 3 fig.
- LECOQ (M.), 1974. — Etude des déplacements du criquet migrateur malgache *Locusta migratoria capito* (SAUSS.) dans sa phase solitaire. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 279 (D), 199-202.
- LECOQ (M.), 1975. — Les déplacements par vol du criquet migrateur malgache en phase solitaire. Leur importance sur la dynamique des populations et la grégarisation. *Thèse Doctorat d'Etat*, Ministère de la Coopération, Paris, 272 pages.
- LECOQ (M.) et MEIMARIS (M.), 1977. — Utilisation de la méthode d'analyse des correspondances pour l'étude de la pigmentation pronotale du criquet migrateur malgache en phase solitaire dans la nature. *C.R. Acad. Sc. Paris*, 284 (D), 477-480.
- LOUVEAUX (A.), 1972. — Action des facteurs climatiques sur le développement de *Locusta migratoria capito* (SAUSS.) à Madagascar sur le plateau de l'Horombe. *Ann. Zool.-Ecol. anim.*, n° hors série, 189-224.
- SCHAEFFER (G.W.), 1976. — Radar observations of insect flight. *Symp. R. ent. Soc. Lond.*, 7, 157-197.
- TETEFORT (J.P.), 1969. — Les sauterelles migratrices et les recherches acridiennes à Madagascar. *Bulletin de Madagascar*, 280-281, 1-31.
- TETEFORT (J.P.), DECHAPPE (P.) et RAKOTOHARISON (J.M.), 1966. — Etude des migrations du criquet migrateur malgache *Locusta migratoria capito* (SAUSS.) dans sa phase solitaire. *Agron. Trop.*, 12, 1389-1397.
- TETEFORT (J.P.) et MÜLLER (W.), 1972. — Etudes météorologiques : le criquet migrateur malgache dans le sud de Madagascar. *PNUD (FS) MML/MET/2*, publication FAO, Rome, 80 pages.
- TETEFORT (J.P.) et WINTREBERT (D.), 1963. — Eléments d'acridologie pratique à Madagascar. *Agron. Trop.*, 9, 876-932.
- WINTREBERT (D.), 1969. — Identité, écologie et comportement du criquet migrateur dans le sud-ouest malgache. *Thèse Doctorat d'Etat*, Paris, 164 pages.

INDICES DE CLIMAT LUMINEUX COMBINANT PENTE ET EXPOSITION

par Michel BECKER

avec la collaboration technique de Mme Renée-France CLAUDE

Laboratoire de Phyto-écologie forestière,
Centre national de Recherches forestières, I.N.R.A.,
Champenoux, 54280 Seichamps

RÉSUMÉ

Le climat local est un des paramètres décisifs dans le déterminisme des types de stations ; à défaut de véritables mesures climatiques, on tente souvent de l'appréhender à travers des données topographiques (pente, exposition...) d'utilisation malcommode. En application de la notion de « cercle d'illumination totale » (ROUSSEL, 1952), des graphiques, valables pour la latitude de 48° N, sont proposés, qui permettent de condenser en un seul « indice de climat lumineux » l'orientation du site étudié, sa pente et, dans le cas d'une vallée, la hauteur de l'horizon apparent dans la direction du versant opposé.

SUMMARY

The local climate is one of the important factors for the determination of the site types; missing of real climate measures, we often try to integrate it through some topographic data (slope, exposure...) difficult to use. Applying to the notion of "cercle d'illumination totale" (ROUSSEL, 1952), graphics are proposed (for latitude 48° N); they provide to concentrate in a single "light climate index" the exposure of the studied site, its slope and, eventually, the slope of the front side summit direction.

INTRODUCTION ET OBJECTIFS

Comme la plupart des études phyto-écologiques, les études de phyto-écologie forestière, qu'elles aient pour objectif la typologie des stations d'un massif ou d'une région, ou l'approche globale d'un problème forestier concret, comportent toujours un grand nombre de points d'observations, appelés « relevés ».

Sur ces relevés sont recueillies des données également nombreuses : données floristiques d'une part, mais d'autre part aussi, sur une fraction des relevés sinon la totalité, données écologiques et sylvicoles.

Parmi les plus simples des données écologiques qui sont systématiquement recueillies, figurent la pente, l'exposition et la position topographique. Aucune de ces trois variables n'est en fait véritablement facteur du milieu, mais plutôt un indice corrélé avec un ou plusieurs véritables facteurs. Ainsi pente et position topographique sont-elles liées au régime hydrique du sol (drainage latéral, accumulations locales...). Mais surtout, on a en général l'espoir que ces trois variables traduisent le climat lumineux local (et, partant, énergétique) des relevés.

Nombre d'auteurs ont déjà proposé des formulations plus ou moins complexes permettant d'intégrer

au mieux les diverses données topographiques (GUEYMARD, 1975). Certaines fournissent un nombre annuel potentiel d'heures d'insolation en un lieu déterminé (GARNETT, 1935; MONNET, 1962-1963). D'autres (BARTORELLI, 1965) considèrent l'aspect énergétique de la question, mais en se limitant à l'étude du rayonnement direct; de longs levés topographiques sont de plus nécessaires pour définir l'« horizon apparent » en chaque point.

FRANK et LEE (1966) ont proposé des tables d'utilisation très commode, en ramenant les diverses situations à des cas simples : relief constitué par une seule pente d'exposition connue, à une latitude donnée. Seul le rayonnement direct est considéré, les auteurs admettant que les autres composantes du bilan radiatif (rayonnement diffus et réfléchi, composantes thermiques de l'atmosphère et de la terre) s'annulent mutuellement. Les données de FRANK et LEE ont été utilisées, avec grand profit semble-t-il, par divers auteurs (MAYLAND, 1972; JOHNSON, RISSER, 1972).

Plus récemment, BUFFO *et al.* (1972) ont proposé des tableaux et des graphiques semblables, valables pour des latitudes allant de 0 à 60°.

Enfin DOGNAUX (1973, 1975) a fourni des données extrêmement détaillées concernant l'éclairement énergétique instantané de parois, en fonction de leur inclinaison et de leur orientation. Ces données sont calculées, à la latitude de la Belgique, de demi-heure en demi-heure, le 15 de chaque mois, pour des orientations variant de 45 en 45° et des pentes variant de 10 en 10°. DOGNAUX distingue éclairement direct, éclairement diffus et éclairement global (la somme des deux premiers). Ces données ne renseignent cependant pas sur le climat lumineux relatif moyen (sur l'ensemble d'une année) des diverses situations. L'incidence de masques au-dessus de l'horizon n'est pas abordée.

Les divers indices que nous proposons ici sont, pour l'essentiel, une application de la notion de « cercle d'illumination totale » de ROUSSEL (1952) d'une part, et d'autre part de notre technique de mesure du microclimat lumineux sous forêt, faisant appel aux photographies hémisphériques (BECKER, 1971).

I. — CAS DE L'UTILISATION DES PHOTOGRAPHIES HÉMISPHERIQUES

Cette technique, telle que nous l'avons déjà décrite, fournit, pour une unité de surface horizontale, un indice I_{p0} proportionnel à l'énergie (directe + diffuse) reçue du soleil sur l'ensemble d'une année moyenne.

Bien que primitivement imaginée pour une mise en œuvre sous couvert forestier, la technique est de la même façon utilisable en terrain nu ou au-dessus du couvert végétal (pelouse, lande...). Elle permet en particulier, en zone accidentée, d'intégrer directement l'horizon apparent dans toute sa complexité.

Rayonnement direct et diffus intervenant chacun pour moitié environ, sous nos latitudes, dans le bilan total, on a, pour une pente nulle ($p = 0$) :

$$I_{p0} = 1/2 (I_r + I_d)$$

I_r : indice de rayonnement direct

I_d : indice de rayonnement diffus

Les deux valeurs I_r et I_d sont celles fournies par la technique des photographies hémisphériques (BECKER, 1971).

Dans le cas de terrains accidentés, il s'agit de corriger I_{p0} en fonction de la pente et de l'exposition. Dans le cas d'une exposition générale sud, la quantité d'énergie par unité de surface de terrain réel (oblique) est plus importante; elle est moins importante en cas d'exposition générale nord.

Il est nécessaire de séparer le rayonnement diffus I_d et le rayonnement direct I_r .

Rayonnement diffus :

On peut admettre que la luminance du ciel, mise à part une baisse générale un peu marquée dans la direction du nord, est statistiquement uniforme si l'on considère globalement l'ensemble d'une longue période, par exemple une année moyenne (ROUSSEL, 1972). Par conséquent, l'indice I_d n'a pas à être corrigé en fonction de la pente et de l'exposition du terrain; on a $I_d = I_{p0}$.

Rayonnement direct :

Une correction est naturellement nécessaire pour le rayonnement direct I_r . La figure 1 représente, en blanc, le cercle d'illumination totale pour la latitude de 48° , c'est-à-dire la surface comprise entre la projection orthogonale sur un plan horizontal de la course apparente du soleil au solstice d'été et celle correspondant au solstice d'hiver.

On sait qu'à un pourcentage d'erreur relativement minime près (de l'ordre de 10 %, donc compatible avec la précision souhaitée par la technique proposée), toute cette surface est sensiblement uniforme du point de vue potentialité énergétique (ROUSSEL, 1952) (1).

Le contour de ce cercle d'illumination totale est l'enveloppe de toutes les courses apparentes du soleil au long d'une année. Nous admettons que la même quantité d'énergie serait approximativement reçue si, pendant toutes les durées des jours astronomiques, le soleil demeurait immobile, dans la direction sud, à une hauteur au-dessus de l'horizon h_m telle que $AC = BC$ (fig. 1).

Ainsi, à la latitude de 48° , on a $h_B = 18,5^\circ$ (hauteur du soleil à midi au solstice d'hiver) et $h_A = 65,4^\circ$ (hauteur du soleil à midi au solstice d'été).

Donc :

$$h_m = \text{Arc cos} \left(\frac{\cos 18,5 + \cos 65,4}{2} \right) \cong 47^\circ$$

Posons :

- z = azimut magnétique, en degrés, d'un relevé, c'est-à-dire angle que fait la direction correspondant à la ligne de plus grande pente du terrain (en observant la *haut* de la pente) avec le nord, dans le sens trigonométrique direct; z est donc l'expression quantifiée de l'exposition.

(1) Dans cette approximation, on admet que l'éclairement énergétique en un point est seulement proportionnel au cosinus de la hauteur du soleil au dessus de l'horizon, en négligeant les termes correctifs que sont l'épaisseur d'atmosphère traversée par les rayons et le coefficient d'absorption de l'air, lui-même fonction de facteurs d'extinction divers (épaisseur d'eau condensable, coefficient de trouble de l'atmosphère...). Ces approximations nous semblent compatibles avec la précision souhaitable pour des études écologiques. Elles n'entraînent d'erreur sensible que dans des situations limites (soleil très bas sur l'horizon et pentes extrêmement fortes).

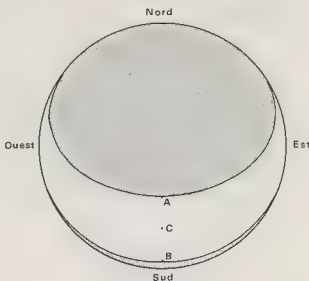


FIG. 1. — Le cercle d'illumination totale (ROUSSEL, 1952) à la latitude de 48° Nord.

- p = valeur absolue de la pente du terrain selon la ligne de plus en plus grande pente (en degrés).
- p_N = valeur algébrique de la pente selon la direction nord-sud.

On démontre aisément que :

$$P_N = \text{Arc tg} (\text{tg } p \cdot \cos z)$$

$$P_N > 0 \text{ si } 0 < z < 90^\circ \text{ et } 270^\circ < z < 360^\circ \text{ (expositions sud)}$$

$$P_N < 0 \text{ si } 90^\circ < z < 270^\circ \text{ (expositions nord)}$$

Revenons à l'indice de rayonnement direct I_r , en posant :

$$I_r = k_r \cdot I_{r0}$$

On peut également démontrer facilement que :

$$k_r = \frac{I_r}{I_{r0}} = \frac{\sin(h_m + P_N)}{\sin h_m} = \frac{\sin[h_m + \text{Arc tg}(\text{tg } p \cdot \cos z)]}{\sin h_m}$$

À la latitude de 48° , on a donc :

$$I_r = \frac{\sin[47 + \text{Arc tg}(\text{tg } p \cdot \cos z)]}{0,731} \cdot I_{r0}$$

ce qui peut encore s'écrire :

$$I_r = \frac{1 + 0,933 \operatorname{tg} p \cdot \cos z}{\sqrt{1 + \operatorname{tg}^2 p \cdot \cos^2 z}} \cdot I_{r0}$$

L'annexe 1 fournit graphiquement les valeurs de k_r en fonction de la pente p et de l'azimut magnétique z . Il est possible d'interpoler entre les courbes correspondant aux diverses valeurs de p choisies. Par ailleurs, la plupart des petites calculatrices modernes de poche permettent aisément le calcul de telles expressions.

Au total, on a donc :

$$I_p = 1/2 (I_{r0} + k_r I_{r0})$$

II. — PAS D'UTILISATION DES PHOTOGRAPHIES HÉMISPÉRIQUES

Chaque fois qu'elle peut être mise en œuvre, la technique des photographies hémisphériques constitue une approche à la fois simple et précise de l'énergie lumineuse potentielle parvenant en un point donné.

Mais :

- d'une part il faut reconnaître qu'elle représente un investissement non négligeable, non seulement en matériel, mais en formation technique pour l'exploitation des clichés; la rentabilité n'est assurée que si ces derniers sont relativement nombreux.

- d'autre part, en *forêt*, dans les zones accidentées, le climat lumineux local régnant *au-dessus* du couvert est également une donnée écologique importante; or la prise de vue *au-dessus* du peuplement est pratiquement impossible.

La procédure que nous proposons ci-dessous permet d'estimer les indices I_r et I_p avec une précision d'autant plus grande que les stations étudiées se rapprochent davantage des situations théoriques simples suivantes :

- ou bien le relief n'est constitué que par un seul versant d'exposition et de pente constante,

- ou bien le relief est celui d'une vallée rectiligne, et la ligne du faite du versant opposé à celui où se fait la mesure est horizontale.

INDICE DE RAYONNEMENT DIFFUS.

Dans ce cas, nous l'avons dit, l'exposition n'intervient pas ($I_r = I_{r0}$). La projection, sur un plan horizontal, de la voûte céleste complète étant un cercle (que nous supposons de rayon unité), il suffit de déterminer la proportion de la surface de ce cercle qui est occultée par la projection du relief local sur ce même plan.

a) Cas théorique d'un seul versant uniforme.

Le plan formé par ce versant recoupe la demi-sphère céleste selon un demi-cercle. Ce plan fait un angle p (pente du terrain) avec le plan horizontal. La projection de ce demi-cercle sur le plan horizontal est une demi-ellipse, de surface $\pi/2 \cos p$ (voir fig. 2a). L'indice I_r est égal à la proportion de la surface totale du cercle restée non grisée sur la figure 2a, c'est-à-dire :

$$I_r = \frac{\frac{\pi}{2} + \frac{\pi}{2} \cos p}{\pi} = \frac{1 + \cos p}{2}$$

b) Cas théorique d'une vallée rectiligne.

Il est possible de mesurer, sur le terrain, la pente p' de la ligne joignant la station étudiée au faite du versant opposé. Si nous supposons les versants symétriques par rapport au plan vertical passant par le fond de la vallée, on a toujours $p' \leq p$.

De la même façon que précédemment, la proportion du cercle horizontal occulté par la projection de ce second élément du relief est une demi-ellipse, dont le grand diamètre est commun avec celui de la précédente, de surface $\pi/2 \cos p'$.

Au total, dans ce cas, on a donc :

$$I_r = \frac{\cos p + \cos p'}{2}$$

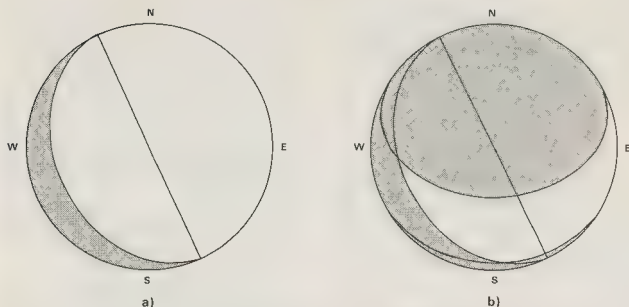


FIG. 2. — Occultation partielle du cercle d'illumination totale (à la latitude de 48° Nord) par une pente uniforme de 40° et d'azimut magnétique $z = 115^\circ$.

Nous n'avons pas prévu de graphiques pour cette expression qui est très facile à calculer.

INDICE DE RAYONNEMENT DIRECT.

$$I_r = k_r I_{r0}$$

L'approche proposée pour estimer I_{r0} est un peu plus complexe dans sa mise en œuvre, mais tout aussi simple dans son principe. Il s'agit de déterminer, dans les diverses situations topographiques simples évoquées ci-dessus, la proportion du cercle d'illumination totale (cf. fig. 1) occultée par la ou les deux demi-ellipses (fig. 2a) déjà mentionnées. A titre d'exemple, la figure 2b indique, en blanc, la surface restant libre pour une exposition $z = 115^\circ$ et une pente $p = 40^\circ$.

Le calcul mathématique de cette surface, sans être impossible, est très complexe. Compte tenu du caractère relativement approximatif de notre démarche, nous avons estimé préférable de la déterminer graphiquement, par planimétrie sur une maquette de grande taille.

On obtient ainsi, pour toute une série de combinaisons des valeurs p , p' et z , l'ensemble des indices I_{r0} correspondants; nous n'avons pas jugé utile de les reproduire ici, mais ils pourront être communiqués sur demande.

Ces indices I_{r0} permettent, en utilisant les coefficients k_r précédemment obtenus, de calculer les indices I_r .

On trouvera en annexe 2 des graphiques permettant de déterminer la valeur de I_r en fonction de la pente p et de l'exposition z , dans le cas d'une seule pente (dans ce cas $p' = 0$), et dans le cas d'une vallée pour les valeurs $p' = 10^\circ, 20^\circ, 30^\circ, 40^\circ$ et 50° . Là aussi des interpolations sont également possibles.

INDICE DE RAYONNEMENT GLOBAL.

Nous avons déjà admis que :

$$I_g = (I_r + I_p)/2$$

Un ensemble de calculs de I_g ont été effectués pour les mêmes valeurs de p , p' et z que celles déjà

utilisées pour la préparation des graphiques des annexes 1 et 2. Ils ont permis, de la même façon, la construction des graphiques permettant de déterminer rapidement I_p (annexe 3).

DISCUSSION

Outre la possibilité de corriger les résultats fournis par les photographies hémisphériques faites sous couvert forestier en fonction de la pente et de l'exposition, les graphiques proposés permettent une approche très rapide, et d'une précision suffisante pour beaucoup d'études, de l'élément capital du climat local qu'est l'indice de rayonnement d'origine solaire.

Cet indice ne préjuge naturellement pas des diverses autres causes de variation du climat énergétique : à situation topographique identique, des stations peuvent en effet se différencier par la nature du climat général, l'altitude, la position par rapport aux vents dominants, aux coulées d'air froid, etc.

La remarque peut être faite, en observant l'ensemble des faisceaux de courbes, que la situation horizontale compte parmi les plus « chaudes » ($I_p = 1,000$). En fait, la valeur maximum de I_p n'est que de 1,125, pour $z = 0^\circ$ (plein sud), $p' = 0$ et $p = 30^\circ$, alors qu'elle peut chuter jusqu'à 0,322 pour z compris entre 160 et 200° (exposition nord) et $p' = p = 50^\circ$.

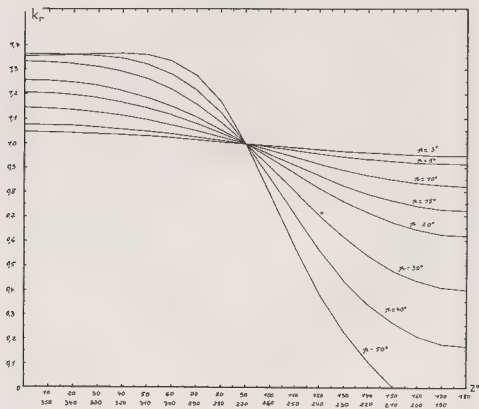
Rappelons enfin que les graphiques proposés ont été établis pour une latitude de 48° Nord. Mais nous pensons que le procédé utilisé (faisant appel à des calculs simples et des planimétrages) peut être aisément remis en œuvre par tout écologiste dans sa région.

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- BARTORELLI (U.), 1965. — L'assolazione. *Pubblicazioni dell'Accademia italiana di Scienze forestali*. Firenze, 65 p.
- BECKER (M.), 1971. — Une technique nouvelle d'utilisation des photographies hémisphériques pour la mesure du climat lumineux en forêt. *Ann. Sci. forest.*, **28**, 4, 425-442.
- BUFFO (J.), FRITSCHEN (L.J.), MURPHY (J.L.), 1972. — Direct solar radiation on various slopes from 0 to 60 degrees north latitude. *USDA Forest Service Research Paper*, PNW-142, 74 p.
- DOGNIAUX (R.), 1973. — Eclaircissement énergétique par ciel serein des parois orientées et inclinées. Données d'application pour la Belgique. *Inst. roy. Météor. Belg.*, Misc. sér. B, n° 25, 153 p.
- DOGNIAUX (R.), 1975. — Variations géographiques et climatiques des expositions énergétiques solaires sur des surfaces réceptrices horizontales et verticales. *Inst. roy. Météor. Belg.*, Misc. sér. B, n° 38, 12 p. + tableaux.
- FRANK (E.C.), LEE (R.), 1966. — Potential solar beam irradiation on slopes: tables for 30° to 50° latitude. *U.S. Forest Service Research Paper RM*, 18, 116 p. Rocky Mountain Forest and Range Experiment Station, Fort Collins, Colorado.
- GARNETT (A.), 1935. — Insolation, topography and settlement in the Alps. *The geographical Review*, **10**, 601-610.
- GUEYMARD (C.), 1975. — Influence de la topographie sur la distribution du rayonnement solaire. Calcul théorique, cartographie et application pratique pour le Massif des Albères (P.O.). *Travail de D.E.A.*, U.S.T. du Languedoc, Montpellier, 62 p.
- JOHNSON (F.L.), RISSER (P.G.), 1972. — Some vegetation — environment relationships in the upland forests of Oklahoma. *J. Ecol.*, **60**, 3, 655-664.
- MAYLAND (H.F.), 1972. — Correlation of exposure and potential solar radiation to plant frequency of *Agropyron desertorum*. *Ecology*, **53**, 6, 1204-6.
- MONNET (P.), 1962 et 1963. — L'insolation, sa mesure et son dosage. *Bull. Soc. Etudes Hautes-Alpes*, **54** et **55**, 23 et 9 p.
- ROUSSEL (L.), 1952. — Recherches théoriques et pratiques sur la répartition en quantité et en qualité de la lumière dans le milieu forestier. Influence de la végétation. *Ann. Ec. nation. taux et Forêts et St. Rech. Expér.*, **13**, 1, 295-400.
- ROUSSEL (L.), 1962. — Etude théorique élémentaire de la trouée et de la bande. *Bull. Soc. Forest. Franche son*, Paris, 144 p.
- ROUSSEL (L.), 1972. — *Photologie forestière*. Ed. Masson, Paris, 144 p.

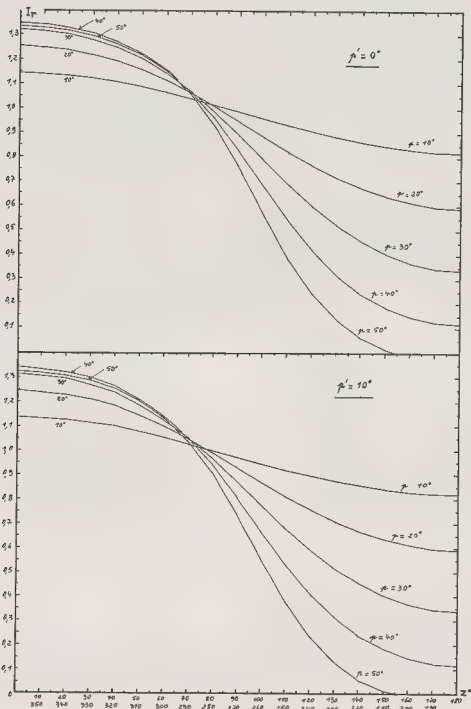
ANNEXE 1

Coefficient k_r en fonction de la pente p et de l'azimut magnétique z (pour la correction de l'indice de rayonnement direct obtenu par la technique des photographies hémisphériques).

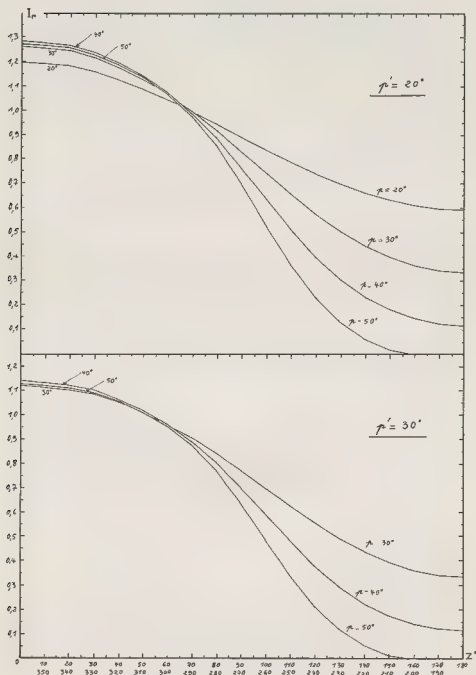


ANNEXE 2

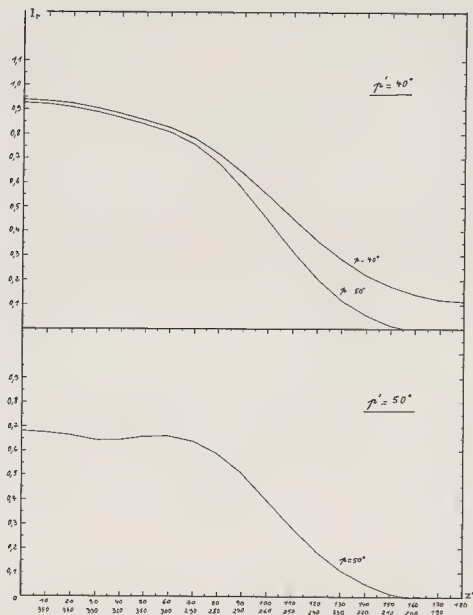
Indice de rayonnement direct I_r d'une station en fonction de son azimut magnétique z , de sa pente p et de la pente p' de la direction du faîte du versant opposé.



ANNEXE 2 (suite)

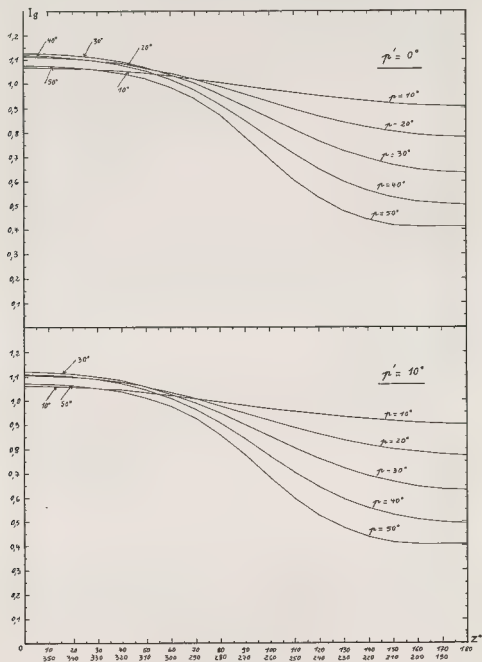


ANNEXE 2 (suite)

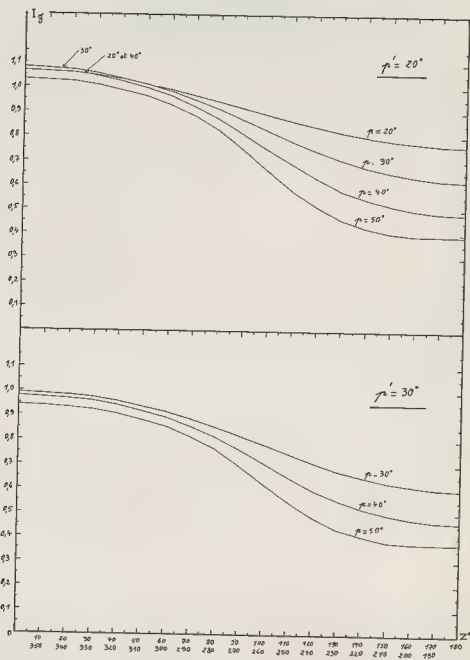


ANNEXE 3

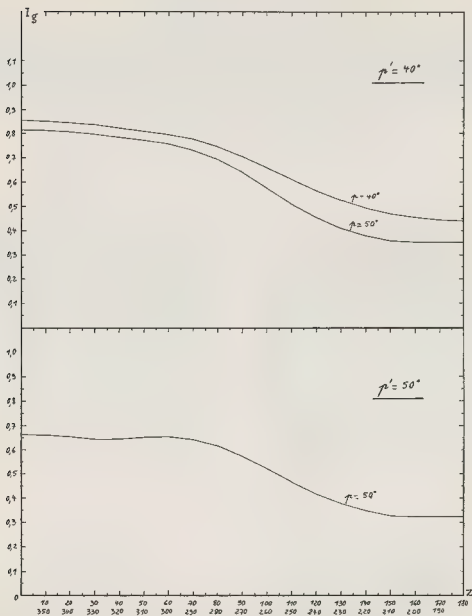
Indice de rayonnement global I_g d'une station en fonction de son azimut magnétique z , de sa pente p et de la pente p' de la direction du faîte du versant opposé.



ANNEXE 3 (suite)



ANNEXE 3 (suite)



ANALYSE DE LA STRUCTURE ET ESTIMATION DU STOCK D'UNE POPULATION D'ANGUILLES D'UN RÉSERVOIR A POISSONS DU BASSIN D'ARCACHON

par Tae-Won LEE et Gérard LASSERRE

Laboratoire d'Hydrobiologie Marine, Université des Sciences et Techniques du Languedoc,
Place Eugène Bataillon, 34060 Montpellier - Cedex

RÉSUMÉ

Cette étude porte sur une population d'anguilles d'un réservoir à poissons du Bassin d'Arcachon. Les anguilles pêchées au filet piège méditerranéen (capêchade) présentent une fréquence plus élevée au niveau de la classe de taille 34-37 cm (classe d'âge III). La diminution des fréquences observées pour les tailles inférieures à 34 cm est liée à la sélectivité ; pour les tailles supérieures à 37 cm, la diminution des fréquences est liée à la mortalité d'exploitation lors de la dévalaison.

Le marquage au fer rouge semble être, à court terme, une méthode satisfaisante pour les anguilles. Au mois d'avril 1977, le stock d'anguilles capturable par la capêchade a été estimé à 2 200 individus environ par ha (soit 200 kg) dans une partie peu profonde du réservoir.

ABSTRACT

Age and length frequencies distribution and abundance of an eel population in the brackish fish pond of Arcachon bay

This paper deals with an eel population in a brackish fish pond in Arcachon Bay. The eels caught by a mediterranean eel trap ("capêchade") show the highest frequency in the length group 34-37 cm (age group III). For the length less than 34 cm, the decrease of the observed frequencies is related to the selectivity of the fishing gear, and for the length greater than 37 cm, the decrease of the frequencies is related to the fishing mortality on the migrating eels.

Tagging with heated iron seems to be a satisfying method for the eels within a short period. The eel stock was estimated by means of the capture-recapture method. In april 1977, it was estimated that 2 200 eels per ha (or 200 kg) were catchable by the "capêchade" in the shallow part of the pond.

I. — INTRODUCTION

Les lagunes aménagées de Certes, situées dans la partie Est du Bassin d'Arcachon, d'une superficie de 143 ha en eau, appartiennent à l'ensemble des réservoirs à poissons d'Audenge.

AMANIEU (1967), puis LABOURG (1976), ont décrit en détail ce complexe lagunaire, son mode de fonc-

tionnement et ses principaux aspects écologiques. En 1975, le rendement d'exploitation de l'anguille a été de 48,9 kg par ha (LABOURG, 1976) ; les autres poissons (muges et bars) ne figurant que pour 90,8 kg par ha ; l'anguille constitue donc 35 % de l'exploitation totale.

L'originalité de ce milieu saumâtre tient à son caractère semi-fermé car il ne communique avec le Bassin d'Arcachon que par l'intermédiaire d'écluses,

21 au total pour les lagunes aménagées de Certes. Ces écluses servent d'une part au recrutement, d'autre part à la capture des anguilles de dévalaison. De ce fait, toute émigration autre que celle due à l'exploitation est théoriquement impossible. Les lagunes aménagées de Certes constituent un domaine expérimental de choix pour réaliser une approche de dynamique des populations sur un stock aussi peu stable que l'anguille.

Les premiers résultats relatifs à la structure des populations et à l'estimation du stock par marquage sont présentés ici.

II. — STRUCTURE DE LA POPULATION

Au mois d'avril 1977, la période de dévalaison, donc d'exploitation, étant terminée, les échantillonnages ont été réalisés au moyen d'un piège de type verveux, dit capéchade, engin couramment utilisé dans les lagunes méditerranéennes pour la capture des anguilles.

Dans un réservoir du type « plat », profond d'environ 60 cm et couvrant 2 ha, nous avons capturé et mesuré 2 485 individus, parmi lesquels 229 ont été extraits par la méthode de sous-échantillonnage stratifié; sur 15 d'entre eux l'âge n'a pas pu être déterminé et sur les 214 autres, il a été lu sur les otolithes par la méthode d'éclaircissement et usure (FROST, 1945).

Les effectifs totaux capturés dans chaque classe de taille sont répartis dans le sous-échantillonnage (FRIDRIKSSON, 1934): ainsi, pour la classe de taille 22-24,9 cm (Tab. 1), sur 18 anguilles dont l'âge a été déterminé, 8 (soit 44,4 %) appartiennent à la classe d'âge I, et 10 (soit 55,6 %) à la classe II. Donc, sur 100 anguilles capturées dans cette classe de taille, 44 (100 × 44,4 %) appartiennent à la classe d'âge I, et 56 (100 × 55,6 %) à la classe d'âge II. Il y a un grand avantage à employer cette méthode pour la détermination de la structure d'âge, tant pour la réduction des chances de biais que pour la précision.

La variance des estimations des effectifs de chaque âge obtenue par l'utilisation d'une telle table de correspondance entre les longueurs et l'âge est calculée par la formule de distribution donnée par GULLAND (1966).

$$\text{Var}(N_{\alpha}) = \Sigma \text{Var}(N_{\alpha l})$$

$$\text{Var}(N_{\alpha l}) = (N_{\alpha}^2/n_l) P_{\alpha l} (1 - P_{\alpha l})$$

où N_{α} : nombre de poissons capturés de la classe d'âge α

N_l : nombre de poissons capturés de la classe de taille l

n_l : nombre de poissons échantillonnés pour la détermination de l'âge des animaux de taille l

$n_l P_{\alpha l}$: nombre de poissons d'âge α dans l'échantillon des animaux de taille l

$N_{\alpha l}$: nombre de poissons d'âge α dans les captures de la classe de taille l ($N_{\alpha l} = N_l P_{\alpha l}$)

La structure obtenue (Fig. 1) appelle deux remarques: l'importance de la classe III comparée aux classes I et II d'une part, V et plus d'autre part, et l'absence de la classe IV.

1°) L'importance relative de la classe III peut être interprétée en termes de sélectivité de l'engin de pêche utilisé. Cette hypothèse a été vérifiée par la mesure de l'échappement (LEE, 1977) et par utilisation de la pêche à l'électricité. Pour l'échappement, 114 individus capturables par la capéchade ont été mis dans l'extrémité de la nasse et le lendemain le taux d'échappement est mesuré (Tab. 2). Il semble d'après ce tableau que c'est à partir de la classe de taille 34-39,9 cm, soit approximativement la classe d'âge III, que l'engin retienne une proportion représentative de la population. La diminution des classes V et plus pourrait être liée à la dévalaison, donc à la mortalité par pêche qui s'ajoute à la mortalité naturelle.

Les distributions de taille dans chaque classe d'âge sont supposées normales dans la population: la sélectivité qui s'exerce sur les petits individus et qui diminue en fonction de la taille jusqu'à 40 cm entraîne une dissymétrie par déformation à gauche de l'échantillon. Par conséquent, les tailles moyennes

TABLEAU 1

Distribution des fréquences de taille en fonction de l'âge des anguilles des Réservoirs de Certes (avril 1977).

Age Taille	Fréquences observées dans les sous échantillon									Fréquences calculées rapportées à la capture totale								
	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII	Total	Total	I	II	III	IV	V	VI	VII	VIII
13,0-15,9	4								4	4	4							
16,0-18,9	20								20	69	69							
19,0-21,9	29	3							32	177	160	17						
22,0-24,9	8	10							18	100	44	56						
25,0-27,9		4	2						6	150		100	50					
28,0-30,9		4	4						8	210		105	105					
31,0-33,9		1	12						13	326		25	301					
34,0-36,9			13		3				16	487			396	91	91			
37,0-39,9			12		4				16	280					70			
40,0-42,9					6				6	153					153			
43,0-45,9					11	4			15	199					146	53		
46,0-48,9					4	8	3		15	156					42	83	31	
49,0-51,9					2	26	1		29	116					8	104	4	
52,0-54,9					1	7	2	1	11	42					4	27	8	3
55,0-57,9						1	1		2	7						3	4	
58,0-60,9					1				1	7					7			
61,0-63,9																		
64,0-66,9							1		1	1							1	
70,0-72,9							1		1	1							1	
Total (N _α)	61	22	43		32	46	9	1	214	2485	277	303	1062		521	270	49	3
Ecart-type de N _α											14,8	54,9	73,3		63,4	31,7	17,5	3,6
Moyenne (f _α)											20,1	27,1	34,2		41,9	48,8	50,3	53,5
Ecart-type de f _α											2,0	3,1	3,2		4,4	2,9	4,9	-

TABLEAU 2

Échappement des anguilles mises dans la nasse d'une capéchade.

Longueur	Nombre des anguilles mises dans la nasse	Nombre échappé une nuit après	Taux d'échappe- ment
- 15,9	8	8	100,0 %
16,0 - 21,9	29	20	69,0
22,0 - 27,9	30	19	63,3
28,0 - 33,9	24	9	37,5
34,0 - 39,9	11	1	9,1
40,0 - 45,9	4	0	0,0
46,0 -	8	0	0,0
Total	114	57	

obtenues pour une classe d'âge (Tab. 1) seront sur-estimées pour les âges inférieurs à III (phénomène de LEE, in RICKER, 1975). La pêche s'exerce principalement sur les individus de dévalaison. Ce phénomène biologique lié à la taille intervient à partir de 31 cm chez les mâles et 43 cm chez les femelles, et s'accroît en fonction de la taille (jusqu'à 43 cm chez les mâles). Les effets immédiats sont une dissymétrie par déformation à droite dans les distributions observées. La dissymétrie droite, contrairement à celle occasionnée par la sélectivité, est néanmoins représentative des caractéristiques biométriques de la population en place. En conséquence la moyenne estimée sur l'échantillon (des classes d'âges V et plus) correspond à celle de la population en place.

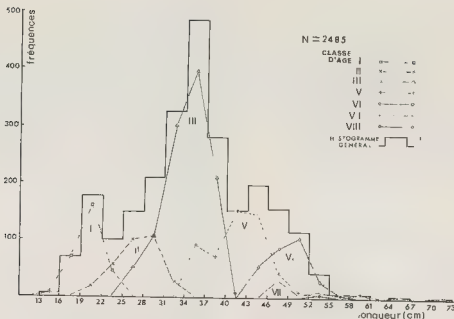


FIG. 1. Distribution des fréquences de taille en fonction de l'âge.

Il n'y a donc pas de biais occasionné par l'engin d'échantillonnage à ce niveau.

2°) En ce qui concerne l'absence de la classe IV, on sait que les quantités de civelles atteignant la côte sont différentes d'une année à l'autre (BERTIN, 1951; DEELDER, 1973). Il est possible qu'une faible quantité de civelles ait pénétré dans les réservoirs durant l'hiver 1972-1973, ce qui entraînerait une faible représentation de la classe IV dans le stock exploité en 1977. Ceci est une hypothèse, car il faut remarquer d'une part, que les écluses ne sont pas ouvertes tout au long de l'année, et, d'autre part, que la répartition des animaux n'est pas homogène dans le temps et dans l'espace dans les réservoirs.

III. — ESTIMATION NUMÉRIQUE DU STOCK

3.1. CHOIX DES MARQUES: APPLICATION AUX ANGUILES.

Les marques externes habituellement utilisées pour d'autres espèces de poissons sont peu efficaces pour

les anguilles (GUNDERSEN, 1976; DEELDER et TESCH, 1970). En effet, celles-ci perdent leurs marques soit en se cachant dans les endroits abrités (pierres, végétation, etc.), soit en s'enfouissant dans la vase, car la structure anatomique des opercules et des nageoires ne permet pas de bien fixer les marques externes. Par ailleurs, le marquage par les radionucléides nécessite un appareillage important, outre le problème de la radiotoxicité (KRUGER, 1976; TESCH, 1975). Nous avons donc eu recours à d'autres méthodes. Deux types de marquages ont été choisis: l'ablation d'une nageoire pectorale, qui ne permet pas de repérage à long terme, et le marquage au fer rouge localisé sur le flanc au-dessus de la région anale entre la ligne latérale et la nageoire dorsale. En modifiant la forme du fil métallique chauffé au rouge, des codes différents (numéros ou repères quelconques) sont obtenus (Fig. 2). On considère que le marquage est convenable quand les écailles brûlées apparaissent nettement.

La bonne tenue de la marque au fer rouge a été confirmée par la recapture, en juillet et août 1977, de 12 anguilles sur 135 marquées en avril 1977. Sur



FIG. 2. — Marquage des anguilles au fer rouge, après deux jours de liberté (les sigles signifient de haut en bas : 123, 456, 789 et 409).

les 12 recaptures, 7 présentaient un code encore bien lisible. La taille finale s'inscrit entre 42 et 52 cm, ce qui représente une croissance moyenne de 3,6 cm pour 3 mois. Pour les 5 autres, de taille finale comprise entre 29 et 40 cm, le code n'était plus lisible par suite de la déformation causée par la croissance.

3.2. ESTIMATION DE LA SURVIE.

L'expérience de marquage a été réalisée en utilisant cinq capéchades au cours de quatre périodes de pêche successives entre le 19 et le 27 avril 1977. Afin de limiter au maximum les variations de stock dues aux migrations entre chaque opération de marquage-recapture, un secteur de réservoir de 340 × 60 m, soit 2,04 ha a été isolé. La hauteur d'eau moyenne est de 0,6 m environ et le fond est recouvert d'une vase molle épaisse de 20 à 40 cm. Les données recueillies sont résumées dans le tableau 3.

TABLEAU 3
Données numériques de captures-recaptures.

Périodes <i>i</i>	Captures C_i	Marqués m_i	Recaptures r_{ij}
1 ^{re} (20-21 avril)	$C_1 = 301$	$m_1 = 301$	
2 ^{de} (22-23 avril)	$C_2 = 1\ 611$	$m_2 = 382$	$r_{12} = 147$
3 ^{de} (25 avril)	$C_3 = 202$	$m_3 = 164$	$r_{13} = 15$ $r_{23} = 37$
4 ^{de} (27 avril)	$C_4 = 219$		$r_{14} = 14$ $r_{24} = 19$ $r_{34} = 14$

Les « survies » entre les différentes périodes ont d'abord été calculées d'après les formules de la quadruple pêche proposée par LASSERRE (1976). Si l'on note P_{ij} la survie ou rapport des effectifs moyens N_j/N_i entre les périodes *i* et *j*, on sait que ces survies sont données par

$$P_{12} = \frac{m_2}{m_1} \times \frac{r_{13} + r_{14}}{r_{23} + r_{24}} = \frac{382}{301} \times \frac{15 + 14}{37 + 19} = 0,657$$

$$P_{23} = \frac{m_3}{m_2} \times \frac{r_{23} + r_{24}}{r_{13} + r_{14} + r_{23} + r_{24}} = 0,667$$

dans lesquelles

P_{ij} : « survie » entre *i* et *j* ou rapport de N_j/N_i

r_{ij} : nombre de repris en *j* parmi les marqués en *i*

i et *j*: désignant les périodes.

Les valeurs obtenues pour P_{ij} , sensiblement inférieures à 1, suggèrent qu'il y a eu une diminution du stock entre les différentes périodes, ce qui est peu vraisemblable en raison du protocole expérimental mentionné ci-dessus (période trop courte pour qu'il y ait eu une mortalité appréciable, étang clos empêchant les émigrations). Nous avons donc pensé que le marquage modifiait la capturabilité des anguilles récemment marquées, les résultats étant alors entachés d'un biais. Une confirmation de cette hypothèse a été obtenue en augmentant la période qui sépare le marquage de la recapture, par suppression des résultats de la pêche qui suit immédiatement le marquage. Les données utilisées reportées dans le tableau 4 sont alors traitées par la méthode proposée

TABLEAU 4
Données numériques captures-recaptures en supprimant les données de recaptures succédant immédiatement le marquage.

<i>i</i>	C_i	m_i	r_{ij}
1	$C_1 = 301$	$m_1 = 301$	
2	$C_2 = 1\ 611$	$m_2 = 382$	
3	$C_3 = 202$		$r_{13} = 15$
4	$C_4 = 219$		$r_{14} = 14$ $r_{24} = 19$

par RICKER (1975) selon laquelle $r_{14}/m_1 P_{12} = r_{24}/m_2$ qui permet d'estimer la survie entre les périodes 1 et 2 par

$$P_{12} = \frac{m_2 r_{14}}{m_1 r_{24}}$$

On obtient dans ces conditions $P_{12} = 0,94$, qui est peu différent de 1.

3.3. ESTIMATION DU STOCK.

Pour estimer le stock, la méthode de PETERSEN, qui facilité en outre le calcul des intervalles de confiance a été employée. Dans ces conditions, avec les mêmes conventions que précédemment, visant à éliminer la prise en compte des animaux repris aussitôt après le marquage, on obtient :

$$N_{25 \text{ avril}} = \frac{m_1 C_3}{r_{13}} = \frac{301 \times 202}{15} = 4\,053$$

et pour la période du 27 avril

$$N_{27 \text{ avril}} = (m_1 + m_2) \frac{C_4}{(r_{14} + r_{24})} = (301 + 382) \frac{219}{14 + 19} = 4\,533$$

les intervalles de confiance à 95 % sont alors :

$$\begin{aligned} 3^{\circ} \text{ période,} \\ 2\,726 < N_{25 \text{ avril}} < 7\,900 \\ 4^{\circ} \text{ période,} \\ 3\,338 < N_{27 \text{ avril}} < 6\,612 \end{aligned}$$

On retiendra comme estimation celle calculée pour la quatrième période, car la précision est meilleure que celle de la troisième. En tenant compte de la superficie de la zone d'échantillonnage, 2 200 anguilles environ sont capturables à la capêchade par ha, soit 200 kg pour la station étudiée qui est une partie peu profonde (< 1 m) ou « plat » des réservoirs.

CONCLUSION

La structure de la population d'anguilles capturables par la capêchade a été définie. La fréquence la plus élevée se situe entre 34-37 cm. La diminution des fréquences observées pour les tailles inférieures à 34 cm est liée à la sélectivité qui intervient jusqu'à 40 cm et qui augmente au fur et à mesure que la taille diminue. Pour les tailles supérieures à 37 cm, la mortalité d'exploitation des animaux de dévalaison et, dans une moindre mesure, la mortalité naturelle, entraînent une diminution de fréquence. Cette mortalité d'exploitation intervient à partir de 32 cm chez les mâles et de 42 cm chez les femelles. La capturabilité sélective en fonction de la taille entraîne une surestimation de la taille moyenne des classes d'âge inférieures à III.

Le marquage au fer rouge semble être une méthode satisfaisante pour les anguilles, qui évite les inconvénients des marques externes habituellement utilisées. Des signes complexes ne sont pas utilisables pour une durée de liberté supérieure à trois mois si les anguilles ont une longueur inférieure à 40 cm car ils se déforment à cause d'une croissance rapide.

Au mois d'avril 1977, le stock d'anguilles capturables par la capêchade a été estimé à 2 200 individus environ par ha (soit 200 kg) dans une partie peu profonde des réservoirs.

BIBLIOGRAPHIE

- AMANIEU (M.), 1967. — Introduction à l'étude écologique des réservoirs à poissons de la région d'Arcahon. *Vie et Milieu*, 18 (2 B), 381-446.
- BERTIN (L.), 1951. — Les anguilles. Payot, Paris, 191 p.
- DEELDER (C.L.), 1973. — Exposé synoptique des données biologiques sur l'anguille, *Anguilla anguilla* (Linnaeus). Synopsis FAO sur les pêches 80.
- DEELDER (C.L.) et TESCH (F.W.), 1970. — Heimfindvermögen von Aalen (*Anguilla anguilla*), die über grosse Entfernungen verplantz worden waren. *Mar. Biol.*, 6, 81-92.

- FRIDRICKSSON (A.R.), 1934. — On the calculation within a stock of cod by means of relatively few age-determination as a key to measurements on a large scale. *Rapp. P.V. Reun. Cons. Int. Explor. Mer*, **86**, 1-14.
- FROST (W.E.), 1945. — The age and growth of eels (*Anguilla anguilla*) from the Windermere catchment area, part I and part II. *J. Anim. Ecol.*, **14**, 26-36, 106-24.
- GULLAND (J.A.), 1966. — Manual of sampling methods for fisheries biology, part I; sampling methods. *FAO Man. Fish. Sci.*, **3**, 87 p.
- GUNDERSSEN (K.R.), 1976. — Fishing and tagging experiments on eel (*Anguilla anguilla*) in one area in Norwegian waters. *ICES/EIFAC Sem. Helsinki Cont.*, **40**, 14 p.
- KRUGER (A.), 1976. — Method of labelling *Anguilla anguilla* with the injection of some radionuclides. *ICES/EIFAC Sem. Helsinki Cont.*, **49**, 13 p.
- LABOURG (P.J.), 1976. — Les réservoirs à poissons du Bassin d'Arcachon et l'élevage extensif de poissons euryhalins (muges, anguilles, bars, daurades). *Piscicul. Fr.*, **45**, 35-52.
- LASSERRE (G.), 1976. — Dynamique des populations ichthyologiques lagunaires, application à *Sparus aurata* L. Thèse Doctorat ès Sciences, Univ. Sci. et techn. Languedoc, Montpellier, 306 p.
- LEE (T.W.), 1977. — Introduction à l'étude des populations d'anguilles, *Anguilla anguilla* L., 1758, dans les réservoirs à poissons du Bassin d'Arcachon. D.E.A. Univ. Sci. et Tech. Languedoc, Montpellier, 49 p.
- RICKER (W.E.), 1975. — Computation and interpretation of biological statistics of fish populations. *Bull. Fish. Res. Bd. Can.*, **191**, 382 p.
- TESCH (F.W.), 1975. — Migratory behaviour of displaced homing yellow eels, *Anguilla anguilla*, in the North sea. *Helgoländer wiss. Meeresunters*, **27**, 190-198.

VIE DE LA SOCIÉTÉ

CONCEPT DE LA DIVERSITÉ DANS LES ÉCOSYSTÈMES COMPLEXES

(Table ronde tenue à l'occasion du colloque sur les écosystèmes bocagers
à Rennes en 1976) ⁽¹⁾

par E. BRUNEL *, J.P. CANCELA DA FONSECA **

* I.N.R.A., Laboratoire de Recherches de la Chaire de Zoologie
E.N.S.A., 65, rue de Saint-Brieuc, 35042 Rennes Cédex

** C.N.R.S. et laboratoire de Zoologie, E.N.S. Paris
Laboratoire de Biologie végétale et d'Ecologie forestière,
Route de la Tour Dennecourt, 77300 Fontainebleau

INTRODUCTION

Les écosystèmes sont régis par un réseau d'interactions mutuelles entre populations et entre celles-ci et le milieu.

L'évaluation et l'organisation de l'écosystème bocager suppose une compréhension du système par une association d'efforts inter-disciplines, par des études sur le milieu, la faune et la flore et par une concertation à propos des échelles d'espace et de temps.

Parmi les axes principaux on peut citer la diversité, sa signification et sa mesure, le cadre spatial des études et l'examen de l'hétérogénéité explicatif de la complexité et de l'analyse des facteurs de stabilité.

(1) Ce texte reprend un exposé d'introduction sur les indices de diversité, la présentation du bocage et la discussion à laquelle ont participé outre les rapporteurs : MM. de PARCEVAUX, M^{me} DEYREUX, MM. DOUAIRE, FAUVEL, HOOPER, LE DUC, MONTGUT, POISSONNET, M^{me} RICOU, M. ROBERT, M^{me} SAINT-GIRONS, MM. SENGAROFF, TERRASSON. Les tables rondes du Colloque sur les Ecosystèmes bocagers qui s'est tenu en 1976 sous le patronage, entre autres de la Société d'Ecologie, n'ont pas été publiées à ce jour. Voir MISSENNIER, 1976, les Bocages, 596 pp.

Cette étude précise les premiers éléments de l'analyse globale des liens qui existent entre l'écosystème bocager et les populations qui le composent.

A. — LE CONCEPT DE DIVERSITÉ

Les références bibliographiques de langue française sur la diversité sont abondantes (GODRON, 1965, 1968; CANCELA DA FONSECA, 1969; TRAVERS, 1971; PINEAU, 1975; DAGET, 1976; LIONS, 1976). Les travaux écologistes de toutes nationalités dans ce domaine se sont orientés vers une explication des modèles de la diversité dans les systèmes écologiques.

La notion de diversité est due à GLEASON (1922) qui établit pour la première fois une relation linéaire entre le nombre d'espèces et le logarithme de la surface étudiée. Elle a été reprise par un certain nombre d'écologistes, principalement dans les années 1940 (FISHER, CORBET et WILLIAMS, 1943; PRESTON, 1948; SIMPSON, 1949), puis s'est développée en même temps que les notions de communautés, de niches, d'écosystème, de biotype.

Ainsi, dans une communauté, comme dans un écosystème, la diversité se définit à partir de paramètres tels que le nombre d'espèces (S) et le nombre d'individus (N). La richesse en espèces s'exprime en nombre d'espèces sur une aire donnée et fournit la *densité d'espèces*. Cette notion est difficilement dissociable de la répartition des individus des différentes espèces. Ainsi dans la structure spécifique d'une aire donnée si les individus interviennent sur la distribution des espèces et sont également distribués, plus ils sont égaux à la distribution, plus grande est la diversité.

Or, la distribution des espèces est liée au facteur temporel et traduit l'équilibre dynamique d'un écosystème, ce qui entraîne le traitement de la diversité (variétale, génétique ou structurale) au niveau d'une classification hiérarchisée où tous les individus assignés à une classe spécifique sont supposés égaux. Toutes les espèces (ou classes) sont estimées être différentes. La diversité traduit l'hétérogénéité par un mélange de la notion de richesse et la notion d'équitabilité qui est l'écart à l'équidistribution des individus de toutes les espèces. Ainsi la diversité peut être définie en fonction du nombre d'espèces et du nombre d'individus faisant partie d'un même écosystème ou d'une même communauté (CANCELA DA FONSECA, 1969). Le concept écologique concerne la communauté, rend compte de son hétérogénéité ou non, ou de l'assemblage d'organismes différents.

On a tenté, par le biais de la diversité, d'exprimer en formules mathématiques la complexité des assemblages floristiques et faunistiques. Dans tous les cas, l'objectif est de traduire par une idée simple le phénomène complexe que représente l'*équilibre dynamique des communautés* ou encore de représenter le *spectre d'abondance relative* par des modèles mathématiques basés sur les *distributions de fréquences*.

Les résultats d'un échantillonnage floristique ou faunistique terrestre ou aquatique dans une aire définie selon des critères climatique, géographique ou morphologique permettent d'établir une liste de plantes ou d'animaux pour le premier échantillon, quelques espèces supplémentaires s'ajoutent pour le deuxième, puis le troisième, jusqu'à atteindre un maximum qui ne se modifiera plus beaucoup.

Cette manière de faire permet de présenter une *courbe cumulative d'espèces*, elle permet de prédire dans quelle mesure la multiplication des prélèvements augmentera le nombre d'espèces (ARRHENTUS, 1921; CAIM, 1922; GLEASON, 1922; WILLIAMS, 1950); la pente de cette courbe (espèce/aire) a été utilisée comme indice de diversité, mais aussi pour donner une densité relative des individus, des espèces recrutées et d'obtenir une *courbe de densité relative* qui permet à partir du point d'inflexion de séparer les espèces abondantes des espèces rares (LONGHURST, 1959).

L'expression des résultats permet de dégager plusieurs notions (REYS et SALVAT, 1971).

Dans la comparaison de plusieurs stations, chaque espèce se trouve caractérisée par :

— son *abondance* en nombre d'individus de l'espèce dans le prélèvement;

— sa *dominance* en abondance relative exprimée par le rapport abondance de l'espèce sur le total des individus de toutes les espèces récoltées.

Abondance de $a = A_a$

$$\text{Dominance de } a \text{ en } \% = \frac{A_a \times 100}{\sum_{i=1}^n A_a} = D_a$$

Dans l'exploitation des résultats de plusieurs stations, on aura en plus de ces deux notions : une abondance moyenne notée $\sum A_a/N = \bar{A}_a$, une dominance moyenne $\sum D_a/N = \bar{D}_a$, mais également une constance. Cette constance est exprimée par le nombre de stations où l'espèce est présente sur le nombre total de stations :

$$\frac{n \text{ stations où } a \text{ est présent}}{n \text{ total de stations}} = f_a$$

L'écologie marine a permis de mettre en évidence des notions sur la fidélité des espèces. On a ainsi :

— le coefficient de présence de GLEMAREC (1964):

$$\frac{f_{a_i}}{\sum f_{a_i}} = f_{a_i} \times 100$$

qui permet d'établir un classement des espèces en *exclusives, électives, préférantes, accessoires* ou *accidentelles*.

— le coefficient d'abondance constance (LEDOYER, 1967) : $A_o/f_a = C A F$

— le coefficient de dominance constance (GLEMAREC, 1964) : $D_o \times P_{a_i}$

— ou encore une bio-indice de VATOVA (1949) A_o/S qui est le nombre d'individus d'une espèce au nombre total des espèces.

Ces différents coefficients tentent de définir la *hiérarchie* des espèces par ordre d'abondance (SANDERS, 1960).

TOULMONT (1967) définit un indice de compatibilité (I C) entre 2 espèces, égal au rapport du nombre de stations où elles se trouvent ensemble, au nombre de stations où figurent la première d'une part et la seconde d'autre part.

$$IC = \frac{n \text{ st. } (a + b) \times 200}{n \text{ st. } a + n \text{ st. } b}$$

Un tel coefficient peut être calculé pour 2, 3, 4 ou 5 espèces et multiplié par 200, 300, 400 ou 500, il s'exprime toujours en pourcentage.

La comparaison de plusieurs structures permet d'envisager des indices de compatibilité entre deux ou plusieurs prélèvements ou peuplements, en particulier d'essayer de savoir quelle est l'importance des espèces communes ou d'établir des coefficients d'affinités des communautés (JACQUARD, 1902).

Coefficient d'affinité des communautés

$$= \frac{w \times 100}{n \text{ sp. } 1 + n \text{ sp. } 2 - w}$$

où w est le nombre d'espèces commun à deux stations et un indice de similarité (SORENSEN, 1948)

$$= \frac{2w \times 100}{n \text{ sp. } 1 + n \text{ sp. } 2}$$

repris par GAMULIN-BRIDA (1962) qui parle de quotient de ressemblance.

Dans les travaux plus récents il est fait référence au nombre d'espèces dans un écosystème, au nombre

d'individus dans une communauté, puis à des notions supplémentaires sur la répartition des individus dans les différentes espèces et la distribution du nombre d'individus par espèce.

Le nombre d'espèces et la répartition de ces espèces tendent à traduire ce qui est appelé aussi la richesse des espèces sur une aire donnée. De ces notions il découle un certain nombre d'indices pour lesquels la diversité est d'autant plus grande que le nombre d'espèces est grand.

Lorsqu'il est tenu compte de la structure spécifique dans une aire, ces individus sont valides à condition que les individus qui interviennent sur la distribution soient également distribués; la diversité est alors d'autant plus grande que le nombre et la répartition des individus interviennent. L'équilibre dynamique de l'écosystème est sous-jacent, il suppose la possibilité de faire un traitement de la diversité variétale, structurale, génétique, un traitement similaire de différents niveaux de classification hiérarchisé (VAN EMDEN et WILLIAMS, 1974).

Deux conditions demandent à être réunies :

— tous les individus assignés à une classe spécifique sont supposés égaux dans un écosystème; il y a égalité de la valeur des formes, par exemple : sexes, différents stades d'insectes.

— toutes les espèces ou classes sont supposées égales. Il est évident qu'il faudra tenir compte d'une autre notion, dynamique celle-ci, qui est la variation saisonnière de la diversité due au comportement reproducteur par exemple, y compris également les organismes (particulièrement ceux qui ont un habitat temporaire) qui extériorisent à ce moment un modèle particulier de distribution.

L'abondance des notions sous-jacentes à la diversité sont nombreuses.

Au plan de la terminologie, le concept le plus vieux et le plus fondamental de la diversité est le nombre des espèces. On doit à MAC INTOSH (1967) la suggestion d'utiliser le terme de richesse plutôt que celui de nombre d'espèces, car ce dernier pourrait suggérer qu'il est possible de le déterminer réellement dans une communauté.

Une communauté est formée d'espèces et d'individus, il est nécessaire de préciser la notion de nombre d'espèces par unité de surface (densité d'espèces), de la richesse en espèces pour un nombre fixé d'individus (HURLBERT, 1974). Le fait d'introduire la notion d'organisation de la communauté nécessite l'utilisation d'un élément nouveau qui apparaît dans la comparaison entre deux communautés : la diversité inclut à la fois une composante d'équitabilité et de richesse. La concentration relative de la dominance apparaît ainsi dans l'indice de SIMPSON (1949), discuté par WHITTAKER (1965, 1972) et SANDERS (1968), en accord avec PEET (1974) on utilisera le terme d'hétérogénéité dans la suite du texte pour ce type d'indice.

Comme les diversités dépendent à la fois des fréquences relatives des espèces et du nombre de celles-ci, qui peuvent varier largement d'un peuplement à l'autre, les comparaisons se font par l'intermédiaire de l'équitabilité définie comme le rapport de la diversité réelle à la diversité maximale.

B. — LA MESURE DE LA DIVERSITÉ

Une classification reprise chez PEET (1974) des indices de diversité fait apparaître trois groupes principaux :

- 1 — indices de richesse
- 2 — indices d'hétérogénéité
- 3 — indices d'équitabilité.

1. INDICES DE RICHESSE.

Ces indices sont basés directement sur le nombre d'espèces. Par convention, nous exprimerons dans les formules présentées la richesse en espèces par R , le nombre d'espèces par S et le nombre d'individus par N .

GLEASON (1922) à partir d'une critique de la formule d'ARRHÉNIUS, propose une formule basée sur la méthode des carrés d'essai où le nombre d'espèces

est une fonction du logarithme de l'aire couverte, soit :

$$\frac{\text{Aire 1}}{\text{Aire 2}} = \left(\frac{\text{espèces 1}}{\text{espèces 2}} \right)^n$$

$R = S/\log A$ en remplaçant A (aire) par N (nombre d'individus) on obtient :

$$R = S/\log N \quad (1)$$

Il est bien évident qu'un tel indice varie beaucoup avec la taille de l'échantillon car S et N ne varient pas linéairement. Pour pallier de tels inconvénients, une formule est proposée :

$$R = (S/a)/[\log (N/b)]$$

où a est un paramètre traduisant la diminution de S avec la diminution de la taille de l'échantillon et b traduit la réduction de la taille de l'échantillon.

La relation fonctionnelle entre le nombre d'espèces et le nombre d'individus dans l'échantillon a également été utilisé par MARGALEF (1951) pour des populations planctoniques

$$R = (S - 1)/\log N \quad (2)$$

et MENHINICK (1964) remplace les paramètres a et b par l'introduction d'une racine carrée :

$$R = S/\sqrt{N} \quad (3)$$

Les formules (1) et (2) ont comme particularité d'être extrêmement sensibles à toute modification de la taille de l'échantillon; la formule (3) a peut-être l'avantage de minimiser légèrement l'importance de ce facteur (WILHM, 1972).

Dans tous les cas, rien n'apparaît sur la distribution d'abondance spécifique et la hiérarchie des espèces, la surface du prélèvement, l'environnement propre du biotope étudié. La « consistance » de l'indice ou sa fidélité n'apparaît que dans la constance de la réponse obtenue. On peut penser que l'indice sera d'autant plus représentatif que toute augmentation de l'échantillon ne modifie pas celui-ci.

Le taux d'accroissement du nombre d'espèces avec l'augmentation de la taille de l'échantillon peut être mesuré sous une ou plusieurs formes de telle sorte

qu'une mesure échappe aux choix arbitraire de la taille de l'échantillon standard, mais dépende de la connaissance de la relation entre le nombre d'espèces et la taille de l'échantillon, et l'hypothèse que la relation reste constante quels que soient les échantillons comparés.

Deux indices fréquemment employés essaient de tenir compte de la distribution des espèces, en recherchant la relation entre la richesse des espèces et leur abondance relative. Il s'agit de la série logarithmique de FISHER, CORBET et WILLIAMS (1943) et la distribution logarithmique de PRESTON (1943).

FISHER *et al.* (1943) suggèrent que le nombre d'individus représentant les différentes espèces suit une série logarithmique. Ils remarquent qu'une loi binomiale négative appliquée à la distribution spatiale des espèces donne de bons résultats, mais avec un paramètre k peu différent de 0. Il existe dans la distribution de fréquence théorique des valeurs nulles, ce qui n'est pas le cas dans une série de fréquence observée (la récolte ne donne aucune indication sur le nombre d'espèces qui ne se trouvent pas dans l'échantillon). Les espèces rares ont trop peu de chances d'apparaître (forme limite prise par la loi binomiale quand $k \rightarrow 0$).

Dans la formule de la loi binomiale négative : quand $k = 0$, FISHER pose $\frac{1}{(k-1)!} = \alpha \frac{p}{p+1} = x$ ce qui permet de donner le nombre théorique d'espèces S_F avec N_F individus.

$$S_F = \frac{\alpha}{N_F} \times N_F$$

x étant un nombre positif inférieur à l'unité, variable avec la dimension de l'échantillon.

Pour FISHER, le nombre d'espèces sera

$$S = \sum_{N_F=1}^{\infty} \frac{\alpha}{N_F} \times N_F = \alpha \sum_{N_F=1}^{\infty} \frac{x N_F}{N_F} = -\alpha \log(1-x)$$

variant en fonction de la diversité. Où α est utilisé comme indice de diversité ($\alpha \geq 1$).

En exprimant N , le nombre d'individus, en fonction de x et de α , on obtient une nouvelle formule où le nombre total d'individus N est :

$$N = \sum_{N_F=1}^{\infty} \alpha x N_F = \alpha \sum_{N_F=1}^{\infty} x N_F = \frac{\alpha x}{1-x}$$

qui, reporté dans la formule précédente, donne :

$$S = \alpha \log \left(1 + \frac{N}{\alpha} \right) \text{ où } S = \alpha \log \frac{N}{\alpha} \text{ pour } N \text{ grand ; (4)}$$

(log neperien, S nombre d'espèces et α indice de diversité).

Des tables donnent la valeur de $\log N/\alpha$ en fonction de $\log N/S$ (FISHER *et al.*, 1943, tableau 9 p. 55, repris par CANCELA DA FONSECA (1969) on obtient x avec la formule $x = \frac{N}{N + \alpha}$).

Par ailleurs, FISHER donne une formule pour estimer la variance de α c'est-à-dire mesurer l'erreur sur α due à l'échantillonnage.

En pratique α est obtenu d'après une abaque qu'on peut trouver dans WILLIAMS (1964) à partir de S et de N .

L'indice α est en principe indépendant de la densité de la population ou de la taille de l'échantillon. Ainsi la qualité de la variabilité dans des échantillons de tailles différentes peut être mesuré simplement par α .

PRESTON (1948, 1962) estime que la distribution des abondances spécifiques suit plutôt une loi lognormale. La courbe lognormale serait en principe complète, mais en pratique toujours tronquée du côté des espèces rares (non récoltées). L'auteur appelle « octaves » les classes de fréquence ainsi obtenues.

La formule de PRESTON est la suivante :

$$S_R = S_0 e^{-(\alpha R)^2} \quad (5)$$

où α , calculé à partir des données, est la constante de dispersion et fonction de la variance $\alpha = 1/s^2$.

S_0 est le nombre d'espèces dans l'octave modale S_R .

S_R est le nombre d'espèces présentes dans la classe R , comptées à partir de l'octave modale. R est le logarithme (à base 2) de l'abondance de l'espèce.

S peut facilement être employé comme un indice de richesse (EDDEN, 1971; Mac ARTHUR, 1965).

Le nombre théorique d'espèces S_T et la variance

s^2 sont estimés à partir de données. La valeur de S_T sera :

$$S_T = 2 \sum_{R=1}^R S_R + S_0$$

et l'estimation de s^2 se fait à partir des mêmes valeurs; la classe modale exceptée par l'expression :

$$s^2 = \frac{\sum S_R^2 R}{\frac{S_T}{2}} - \frac{2 \sum S_R^2 R}{S_T}$$

Les courbes de diversité dominante proposées par WHITTAKER (1965, 1969, 1972) sont utilisables pour l'examen des modèles de diversité.

Ces graphiques sont construits de telle sorte que l'ordonnée représente les logarithmes des abondances des espèces tandis que l'abscisse est simplement la séquence des espèces classées de la plus abondante à la plus rare. WHITTAKER considère comme particulièrement importante la pente moyenne pour laquelle il propose deux indices (1972);

— le premier est le nombre total d'espèces recensées, S , divisé par la différence entre le logarithme du nombre d'individus de l'espèce la plus commune S_1 et celui de l'espèce la plus rare S_r dans l'échantillonnage.

$$E_c = S / (\log S_1 - \log S_r) \quad (6)$$

le deuxième est un raffinement du premier

$$E'_c = \frac{S}{4} \sum_{r=1}^S \left[\frac{(\log p_r - \log p)^2}{S} \right]^{1/2} \quad (7)$$

où p_r est la valeur du pourcentage de la première espèce et p la moyenne géométrique. Ce deuxième indice qui suppose une relation log-normale, éliminerait théoriquement beaucoup de l'erreur de E_c résultant de valeurs extrêmes; pour cela WHITTAKER le divise par la série qui pourrait être atteinte par 95 % des espèces. Ces deux indices sont sujets aux mêmes limites que le sont les autres indices de richesse.

2. INDICE D'HÉTÉROGÉNÉITÉ.

Les indices d'hétérogénéité sont indépendants du nombre d'espèces et du nombre d'individus; ils font intervenir la concentration d'abondance des individus. Nous avons la superposition de deux notions, celle de la richesse et celle de l'équitabilité qui est l'écart à l'équidistribution des individus de toutes les espèces.

Nous les séparerons en deux groupes :

2.1. SIMPSON (1949) considère que les indices de YULE (1944) et FISHER *et al.* (1943) mesurent le degré de concentration, c'est-à-dire la diversité d'une population dont on a regroupé les individus en classe sans prendre en compte les constantes des populations. Ils ne peuvent pas être appliqués à une population infinie classée en un nombre fini de groupes. Il propose de définir une mesure de la concentration en terme de constante de population : soit une population infinie où les proportions d'individus de chaque espèce sont représentées par $p_1, p_2, \dots, p_i$ et où

$$\sum p_i = 1 \quad \text{et} \quad \lambda = \sum_{i=1}^S p_i^2 \quad (8)$$

pour une infinité d'échantillons. La valeur de λ est une mesure de la concentration en classe et varie de $1/S$ à 1; $1/S$ traduit la plus grande diversité (concentration minimale), la valeur 1 le cas où tous les individus appartiennent à un seul groupe (concentration maximale).

Une estimation non biaisée de λ sera donnée par la formule

$$l = \frac{\sum n(n-1)}{N(N-1)}$$

qui définit un nouvel indice de diversité (9) où n est le nombre d'individus par espèces et N est le nombre total d'individus. Cet indice peut être interprété comme la moyenne pondérée de l'abondance proportionnelle comme HILL (1973) et LEI (1965) l'ont suggéré où la mesure de l'abondance relative des espèces d'une communauté (WILHM, 1972).

Par ailleurs SIMPSON établit le rapport entre 1 et k (binomiale négative) en étudiant la distribution qui est à l'origine de son indice.

L'indice de SIMPSON varie inversement avec l'hétérogénéité. Pour surmonter cette difficulté, GREENBERG (1956) et BERGER et PARKER (1970) proposent de soustraire l'indice de SIMPSON de sa valeur maximum possible comme l'a suggéré GINI (in PEET, 1974) originellement.

$$D = 1 - \sum p_i^2 \quad (10)$$

PIELOU (1969) suggère que statistiquement il est plus correct d'employer une formulation ajustée pour une taille d'échantillon finie

$$D = 1 - [\sum n_i(n_i - 1)] / [N(N - 1)] \quad (11)$$

D'après Mac INTOSH (1967), la répartition des individus dans les différentes espèces recensées intervient dans le calcul de la diversité des communautés ayant la même richesse en espèces, avec des degrés de diversité différents selon la distribution du nombre d'individus par espèce. Ainsi des communautés ayant un même nombre d'individus, mais des richesses spécifiques différentes auront des degrés de diversité différents.

Mac INTOSH (1967) propose une variante. Une communauté peut être représentée comme un point de l'hyper-espace à n dimensions où chaque dimension se réfère à l'abondance d'une espèce particulière. Dans un tel espace la distance entre une communauté et l'origine peut être mesurée en employant la théorie de Pythagore ($\sum n_i^2$)^{1/2}. La diversité peut s'exprimer en terme de distance entre l'échantillon étudié et l'échantillon vide ($N = 0$). L'indice de base est :

$$D = \frac{\sum n_i^2}{\pi} \quad (12)$$

où n_i = nombre d'individus par espèce.

Il attribue à la diversité deux composantes : une composante qualitative $Q_1 = \sqrt{S}$ et une composante quantitative

$$Q_2 = \sum_{i=1}^S n_i^2 - \sqrt{S}$$

La diversité distance sera maximale quand $S = 1$ et $N_1 = N$, c'est-à-dire quand on a une espèce avec un nombre maximal d'individus et les autres espèces avec 1 individu; par conséquent une diversité minimale pour $n_1 = n_2 = n_3 = \dots = n_S$.

Mac INTOSH propose que la mesure de l'hétérogénéité pourrait être la distance entre l'état et l'origine d'une série de valeurs déterminée par le nombre des individus dans l'échantillon. L'indice est :

$$D_{nc} = [N - \sqrt{n_i^2}] / (N - \sqrt{N})$$

où N est le nombre total d'individus et n_i le nombre dans l'espèce i . Quand on préfère utiliser le pourcentage en place du nombre d'individus, l'indice se simplifie (CANCELA DA FONSECA, 1969) :

$$D_{nc} = 1 - (\sum p_i^2)^{1/2} \quad (13)$$

ce qui est une transformation en racine carrée de l'indice de GINI.

2.2. A côté de cette série, on trouve les indices qui ont comme support la théorie de l'information.

L'hétérogénéité peut être égale à la quantité d'incertitude qui existe vis-à-vis de l'espèce d'un individu choisi au hasard dans une population, ou comme le contenu de l'information qui est une mesure de l'incertitude; cela peut être considéré comme une mesure raisonnable de l'hétérogénéité.

Ainsi l'expression de la quantité d'information contenue par un individu dans une population est donnée par la formule de SHANNON et WEAVER (1949) :

$$H = - \sum_{i=1}^S p_i \log_2 p_i \quad (\text{où } \sum p_i = 1)$$

où p_i est le pourcentage d'individus en probabilité du 1^{er} état. La probabilité de sélectionner un élément de i état est égal au quotient du nombre d'éléments de i état et le nombre total d'éléments. Ainsi en substituant le symbole d au symbole H il vaut :

$$\bar{d} = - \sum_{i=1}^S [(n_i/N) \log_2 (n_i/N)] \quad (14)$$

L'emploi de cette équation a été discuté en détail par PATTEN (1962), PIELOU (1966) et WILHM (1968).

Cette formule a l'avantage d'exprimer l'importance relative de chaque espèce et pas seulement la relation entre le nombre total d'individus et d'espèces. C'est la valeur formelle de la diversité observée.

Cet indice est moins affecté par la taille de l'échantillon que ne l'est celui de MARGALEF (WILHM, 1972).

a) La diversité est maximale lorsque $n_i = N/S$ quel que soit i ; c'est-à-dire lorsque toutes les espèces sont équiprobables. La diversité maximale sera donnée par $H \text{ max.} = \log_2 N$.

b) La diversité reste inchangée si l'on ajoute des espèces d'effectif nul: $H(p_1, p_2, p_3, p_8 \text{ } 0 \text{ } 0 \text{ } 0)$.

$$= I(p_1, p_2, \dots, p_8)$$

Le fait d'utiliser n_i/N comme estimation de p_i introduit un biais mais qui reste très faible (BOWMAN *et al.*, 1969; HUTCHINSON, 1970). En fait une erreur additionnelle est introduite si toutes les espèces de la communauté ne sont pas incluses dans l'échantillon, ce qui est en général le cas puisque l'estimation est réduite aux échantillons de taille limitée du fait du hasard dans le peuplement.

Si l'hétérogénéité est égale à l'incertitude, la formule de SHANNON et WEAVER est un indicateur biaisé, valide seulement pour un échantillon infini (PIELOU, 1966, 1967).

La formulation correcte pour un échantillon fini est donnée par la formule de BRILLOUIN (1956) qui définit l'entropie d'un système de particule :

$$H = (1/N) (N! / \sum_{i=1}^S n_i!) \quad (15)$$

et par celle de MARGALEF (1956, 1957, 1961) qui établit un indice de diversité mesurant l'entropie négative moyenne par individu :

$$D = \frac{1}{N} \log_2 \frac{N!}{n_1! n_2! n_3! \dots n_S!} \quad (16)$$

à partir de laquelle la formule de SHANNON peut être dérivée en employant l'approximation de STIRLING pour $\log N!$ (DAGET, 1976). La diversité maximale est obtenue pour $H \text{ max.} = (\log N!)/N$.

En fait la théorie de l'information a été appliquée pour la première fois à l'étude écologique des populations par Mac ARTHUR (1955) dans le but de mesurer la stabilité d'une communauté et par MARGALEF pour en évaluer la diversité. Pour Mac ARTHUR, une information élevée caractérise une communauté stable, une information faible une communauté instable.

Ainsi une communauté stable est une communauté caractérisée par un indice de diversité élevé. Seules des conditions écologiques équilibrées permettent à de nombreuses espèces de vivre et de se développer : ces nombreuses espèces procurent un indice de diversité élevé. Si un facteur écologique devient prépondérant, l'équilibre est rompu. Certaines espèces profiteront beaucoup de ce facteur prépondérant, d'autres en souffriront, disparaîtront. L'indice de diversité diminuera dans une communauté devenue instable. La stabilité augmente avec le nombre des espèces dans des limites propres à chaque communauté (Mac ARTHUR, 1955).

Enfin, HILL (1973) propose une série différente d'indices d'hétérogénéité de la forme :

$$N_d = \left(\sum_{i=1}^S p_i^a \right)^{1/(1-a)} \text{ où } \sum p_i^a = p^{a-1} \quad (17)$$

dont les développements ne sont pas encore très nombreux.

Un certain nombre d'auteurs a tenté de trouver des formules mathématiques donnant le nombre total d'espèces dans le milieu; Mac ARTHUR (1965); POOLE (1974); WILLIAMSON (1973); WHITTAKER et WOODWILL (1969); HURLBERT (1971) :

$$E(S) = \sum_{i=1}^S \left[1 - \binom{N}{n} \binom{n}{i} \right] \quad (18)$$

n_i représente le nombre d'individus dans la $i^{\text{ème}}$ espèce de l'échantillon total.

Comme dans la catégorie des indices simples seuls sont pris en compte les espèces présentes et le nombre des individus exprimé en proportions. La notion de la surface échantillonnée et de l'environnement sont absentes de ce type d'indice.

4. INDICE D'ÉQUITABILITÉ.

L'équitabilité est une mesure de diversité relative du nombre maximal théorique d'espèces $D_{\max}$ par rapport au nombre d'espèces observé D . Cette notion revient à LLYOD et GHELARDI (1964), elle a été reprise ensuite par PIELOU. Pour cela ils se servent de la formule de SHANNON et WEAVER (1949) et de la mesure de l'abondance relative de différentes espèces coexistant dans un milieu donné défini par Mac ARTHUR (1957) (*).

$$A_r = \frac{1}{S} \sum_{i=1}^S 1(S-r+1)$$

où A_r est la proportion théorique d'individus dans le rang r de l'espèce la plus abondante $r = 1, 2 \dots S$.

(*) Les modèles de Mac Arthur :

MAC ARTHUR (1957, 1960) définit trois modèles pour des peuplements dont l'effectif total est constant; il distingue :

- I) peuplements contigus mais sans superposition;
- II) peuplements avec superposition;
- III) peuplements non contigus et sans recouvrement.

Dans le modèle I, le nombre d'individus N est essentiellement constant lorsque les niches écologiques occupées par les différentes espèces se touchent mais ne se superposent pas.

La communauté est dans un état d'équilibre dynamique; si une espèce augmente, une autre diminue. MAC ARTHUR admet la proportionnalité entre l'abondance relative des espèces et la longueur relative des segments obtenue par la segmentation d'une longueur unitaire S et en classant ensuite les segments partiels par ordre de longueur par $(n-1)$ points placés au hasard. La probabilité correspond à chaque espèce décroissante (distribution dite du « bâton brisé ») de cette distribution, si les espèces sont rangées en ordre décroissant des valeurs de n_i , l'abondance théorique A_r de l'espèce de rang r sera :

$$A_r = \frac{N}{S} \sum_{s=1}^S \frac{1}{S-r+1}$$

L'espèce la plus abondante a pour effectif

$$A_1 = \frac{N}{S} \left(\frac{1}{S} + \frac{1}{S-1} + \dots + \frac{1}{1} \right)$$

et l'espèce la plus rare :

$$A_S = \frac{N}{S} \left(\frac{1}{S} \right)$$

Les différents termes de la distribution peuvent aussi être exprimés en fréquence relative, en pourcentage, en les divisant par N (calcul dans DAGET, 1976).

Ils substituent A_r à p_i ,

$$\text{soit } M(S) = - \sum_{i=1}^S A_r \log_2 A_r$$

LLYOD et GHELARDI proposent de comparer le nombre d'espèces S avec le nombre d'espèces S' , correspondant à une valeur $M(S')$ calculée à partir des données et qui sera égale à $H(S)$. Ils fournissent une table donnant les valeurs de S' en fonction de $H(S) = M(S)$.

L'équitabilité sera alors :

$$e = S'/S$$

Si l'équitabilité égale 1 la population suit le modèle I de Mac ARTHUR. Si l'équitabilité est inférieure à 1, les espèces communes sont plus communes, les espèces rares plus rares.

Plusieurs auteurs ont critiqué le modèle I (KING, 1964).

— l'échantillon n'est pas représentatif de la véritable abondance relative;

— les espèces de l'association sont de taille et de comportement trop différents;

— le biotope est hétérogène,

— les espèces ont des niches qui se superposent et entrent donc dans un processus de compétition exclusive.

CANCELA DA FONSECA (1969) observe que l'écosystème est une unité complexe et que les espèces étudiées font partie d'unités biotiques différentes.

Beaucoup d'auteurs (MAC ARTHUR, 1957; KING, 1964; PIELOU et ARNASON, 1966) remarquent que le nombre d'espèces dominantes est souvent sous-estimé alors que le nombre des espèces rares est surestimé ou inversement.

Dans le modèle II, la population est en déséquilibre, on est en présence d'un processus de compétition interspécifique.

L'abondance relative A_r est exprimée par la formule :

$$A_r = \frac{\sqrt{S-r+1} - \sqrt{S-r}}{\sqrt{S}}$$

Cette formule a été critiquée et modifiée (VANDERMEER et MAC ARTHUR, 1966; PIELOU et ARNASON, 1966; PIELOU, 1966).

Le nombre d'espèces communes est nettement sous-estimé alors que le nombre d'espèces rares est surestimé, ce que confirme également CANCELA DA FONSECA (1969).

L'abondance relative dans les deux hypothèses n'est déterminée précisément que si on peut être sûr que les barres verticales sont bien placées au hasard pour les, c'est-à-dire que toutes les positions soient équiprobables.

Le modèle III n'est pas explicité.

Cette mesure n'est pas indépendante de la richesse en espèces; elle permet de faire la différence entre des écosystèmes qui auraient le même nombre d'espèces, mais des indices de diversité différents selon la façon dont les individus se répartissent.

C. — COMPLEXITÉ

En écologie des populations, l'accroissement de la complexité des réseaux trophiques augmente la stabilité de l'écosystème (MAY, 1974), la complexité n'est pas seulement l'augmentation du nombre d'espèces mais surtout celle du nombre des interactions entre espèces. On peut donc se poser la question de savoir si une plus grande complexité correspond réellement à une plus grande diversité, ou à un plus grand réseau d'interaction ?

Il est évident que plus la diversité est grande, principalement en nombre d'espèces, plus la probabilité d'avoir des réseaux complexes est grande. Non seulement la diversité richesse mais aussi la diversité équitabilité ne fait qu'un; à une plus grande équitabilité va correspondre une moindre hiérarchisation des espèces et donc à un nombre plus réduit d'interactions directes; les niches se touchant de moins en moins (ex. pays tropicaux : espèces à faible pouvoir de multiplication). Au niveau trophique, le nombre d'individus diminue au fur et à mesure qu'on s'éloigne dans la pyramide; on a une hiérarchisation plus importante et une diversité basse. Lorsqu'on a une diversité importante dans une chaîne trophique, le bas et le haut de l'échelle sont semblables en nombre d'individus

La complexité peut être définie par :

- un grand nombre d'espèces et d'interactions ayant une distribution hétérogène aléatoire;
- ou un grand nombre d'espèces organisés (groupés) en sous-ensembles plus ou moins définis avec deux niveaux d'interactions à l'intérieur des sous-groupes et entre sous-groupes.

Il semble que des écosystèmes définis par des sous-ensembles identifiables sont plus complexes. Le bocal

est un exemple (talus + haies, talus + parcelle) basé sur des sous-ensembles où il est possible de mettre en parallèle la complexité et la diversité pour le même nombre d'espèces. Par contre dans les parcelles non bocagères, le système réduit à un ensemble devient moins complexe.

Donc un écosystème complexe est un système d'une grande hétérogénéité spatio-temporelle (comme tous les systèmes écologiques) ou cette hétérogénéité se situe à deux niveaux à l'intérieur et entre les sous-systèmes. Il est peu complexe si cette hétérogénéité n'englobe pas de sous-systèmes, ce qui entraîne une identification (délimitation) de la structure plus facile.

D. — STABILITÉ

Il est généralement admis (ODUM, 1953; Mac ARTHUR, 1955; ELTON, 1958) que plus l'écosystème est diversifié et complexe, plus il est stable. MAY (1974) démontre analytiquement, au contraire, que stabilité et complexité sont loin d'être synonymes. D'après ce dernier, la stabilité des systèmes les plus complexes est due finalement à la stabilité du milieu environnant.

Apparemment, les écosystèmes tropicaux semblent le démontrer (MAY, 1974; BLANDIN et al., 1976) les écosystèmes complexes sont plus fragiles ou labiles aux actions de l'extérieur (CANCELA DA FONSECA, 1977).

Donc et en accord avec MAY (1974), ces systèmes complexes sont stables dans la mesure où leur environnement est stable, donc soumis à des fluctuations peu importantes des facteurs du milieu, généralement et intuitivement, un milieu stable est défini par rapport aux fluctuations auxquelles il est soumis. On a vérifié que les écosystèmes soumis à des fluctuations plus importantes sont plus résistants (et récupèrent plus facilement) à l'action de fluctuations brusques (catastrophiques) des facteurs du milieu. Cette résistance est ce que HOLLING (1973) définit comme la résilience. Cette résilience peut être due à une hété-

rogénéité spatio-temporelle ou à une hétérogénéité fonctionnelle (espèces en réserve) comme par exemple la succession uni-modale, bi-modale, uni-modale de POISSONET ou sous l'action d'un facteur extérieur (l'azote) permet à la succession de revenir à sa position initiale et peut-être interprétée à la limite de la théorie des catastrophes.

L'hétérogénéité spatio-temporelle intervient; l'écosystème détruit à certains endroits sera colonisé après disparition des facteurs catastrophiques, soit par une espèce dominante, soit par l'occupation de l'espèce par d'autres espèces. Toute perturbation agit donc sur la discontinuité de la stabilité.

E. — ANALYSE D'UN ÉCOSYSTÈME COMPLEXE : LE BOCAGE

Le bocage peut être défini comme un paysage rural caractérisé par un assemblage de parcelles champs et prairies de formes irrégulières et de dimensions inégales, limitées et closes par des haies sur levée de terre ou non que dominent de hauts arbres et que bordent des chemins creux.

Dans les pays bocagers de l'Ouest de la France, la restructuration de l'agriculture par le remembrement a entraîné en plusieurs points une modification du paysage par arasement des talus le plus souvent boisés. Une telle pratique, dont les conséquences agronomiques sont difficilement chiffrables, modifie considérablement le peuplement végétal et animal naturel.

Des études menées de 1973 à 1975 (MISSONNIER, 1976) ont permis d'évaluer au plan zoologique un certain nombre de paramètres : en particulier les composantes faunistiques en deçà et en delà de plusieurs parcelles de la région de Réguiny (Morbihan).

L'évaluation et l'organisation de l'écosystème peut être analysé au moyen de la méthode des transects par un système de piégeage qui rend compte du peuplement entomologique rencontrée dans la par-

celle comme dans l'interface entre deux champs contigus ou séparés par un talus.

Le système de piégeage adopté est un transect de piège constitué de bacs carrés peints en jaune ($30 \times 30 \times 7$ cm) rempli d'eau additionnée d'un mouillant. Le transect est constitué d'une double série de bacs : l'un placé au sol, l'autre à 70 cm de hauteur à différentes distances de part et d'autre d'une haie (l'unité prise est la hauteur moyenne de la haie : ici 10 m).

Cette méthode permet de recueillir dans une parcelle bocagère (Réguiny), comme dans une parcelle ouverte (Crédin), l'ensemble des insectes produits au niveau de la parcelle ainsi que ceux en transit et attirés par ce système de piégeage. Les deux parcelles sont dans des communes voisines considérées comme représentatives du milieu étudié.

Les résultats concernant uniquement les diptères brachycères, tous identifiés à l'espèce à l'exception d'une famille, les Phoridae, recueillis au cours d'un relevé le 17 juin 1974. Ils sont résumés sur les figures 1, 2, 3 et 4 et constituent un exemple typique des relevés effectués du début mai à la fin juillet à raison de trois prélèvements par semaine.

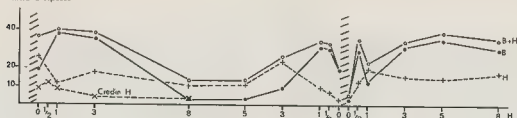
Sur la figure 1, nous indiquons le nombre d'espèces et le nombre d'individus en fonction de la distance aux haies, indiqué en grisé, haute de 10 m, B indique les pièges situés au niveau du sol, H les pièges situés à 70 cm de hauteur pour la parcelle bocagère de Réguiny. Seules les indications du piège haut de la parcelle non bocagère sont indiquées pour Crédin.

La richesse en espèces est plus grande à proximité des haies et du bord de la parcelle (Crédin); elle diminue au centre de la parcelle quelle que soit la hauteur de piégeage. Les espèces sont cependant beaucoup plus abondantes dans les pièges situés au sol dans la végétation constituée par une culture de pomme de terre.

L'abondance des individus reflète davantage l'effet abri, par une abondance maximale du côté abrité de la haie et cela jusqu'à la moitié de la parcelle ou immédiatement au niveau de l'interface entre deux cultures en zone non bocagère.

NOMBRE D'ESPÈCES ET D'INDIVIDUS DES DIPTÈRES BRACHYCÈRES EN ZONE BOCAGÈRE ET NON BOCAGÈRE (17.6.74)

Nombre d'espèces



Nombre d'individus

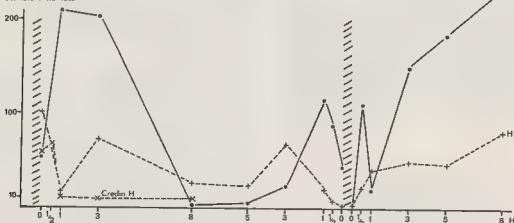
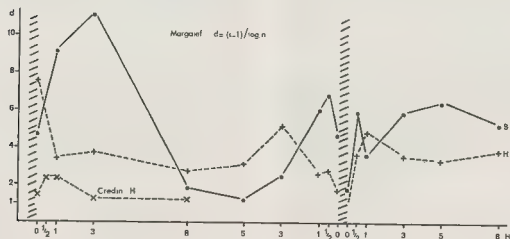
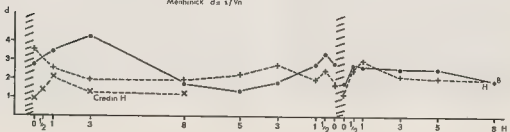


FIG. 1. — Zone bocagère : piège au sol (B), piège à 0,70 m (H); Zone non bocagère : Crédin, piège à 0,70 m. L'unité de distance est égale à la hauteur de la haie (10 m).

VARIATION DE LA DIVERSITÉ EN BOCAGE ET NON BOCAGE : DIPTÈRES 17.6.74 I



Margalef $d = (n-1)/\log n$



Menhick $da \propto 1/\sqrt{n}$

FIG. 2. — Cf. figure 1.

VARIATION DE LA DIVERSITÉ EN BOCAGE ET NON BOCAGE : DIPTÈRES

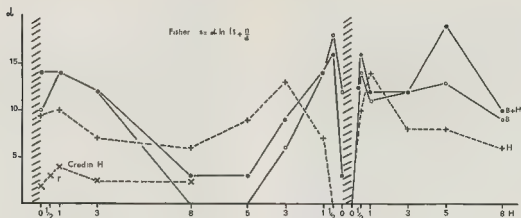


FIG. 3. — Cf. figure 1.

VARIATION DE LA DIVERSITÉ EN BOCAGE ET NON BOCAGE : DIPTÈRES

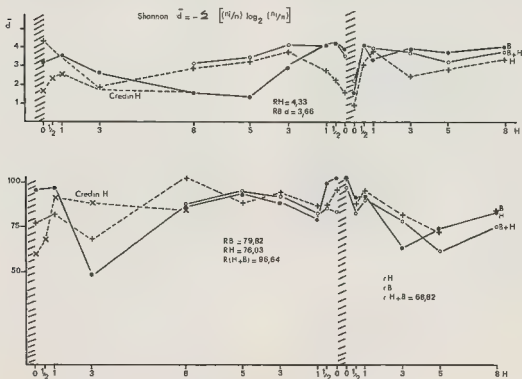


FIG. 4. — Cf. figure 1.

Sur les figures 2, 3 et 4, nous indiquons la variation de la diversité selon l'indice de MARGALEF, de MENHINICK, de FISHER, CORBET et WILLIAM et de SHANNON et WEAVER. Sur ce dernier indice nous spécifions l'équité (H/log S) obtenue aux différentes distances à la haie aux deux hauteurs et pour les deux niveaux cumulés.

L'allure générale des diversités en fonction des haies est identique pour les différents indices utilisés et les remarques faites précédemment à propos des différents indices sont confirmées. Les indices simples de MARGALEF et MENHINICK sont très sensibles à l'abondance des individus. Celui de FISHER souligne la différence entre la zone bocagère et la zone non bocagère. L'indice de SHANNON qui est le plus indépendant de la taille de l'échantillon et du rendement a l'avantage de permettre ensuite la mesure de l'équité répartie donnée dans la figure 4. Cette répartition donne des valeurs intéressantes dans la comparaison de la zone bocagère et de la zone arasée en posant l'hypothèse de l'organisation générale des écosystèmes.

A Crédin, l'équité répartie est minimum au niveau de l'interface. On peut donc supposer que le nombre d'espèces lié à l'abondance des individus récoltés ne reflète pas la population potentielle à ce niveau, alors que dans le champ, nous alléguons la valeur de 80 % importante malgré la faiblesse des espèces rencontrées. Au contraire, dans le bocage, les valeurs sont supérieures au niveau de la proximité des haies et le restent au milieu de la parcelle.

L'examen de la série temporelle effectuée de mai à juillet devrait nous permettre de préciser les variations obtenues et sans doute de poser un certain nombre d'hypothèses quant à l'organisation de l'écosystème et à sa stabilité.

Dans l'exemple cité, nous sommes en face d'un ensemble complexe composé de trois sous ensembles :

1 — le talus boisé constitué par une strate her-

bacée à la base et une strate arborescente composée de différentes essences : chêne, châtaignier, aubépine.

2 — la partie située entre le talus (OH) et 3H, partie intermédiaire.

3 — le centre de la parcelle. Ce sous-ensemble peut être comparé avec celui de la zone non bocagère.

L'abondance des espèces et des individus du sous-ensemble (2) caractérisé par des indices de diversité élevés ainsi qu'une forte équité serait la conséquence d'une superposition de niches et une stratification forte des espèces.

La diminution des espèces et des individus dans le sous-ensemble (1) et (3) peut s'expliquer de manière différente. Le sous-ensemble (1), considéré comme stable sur le plan floristique, contient relativement peu de diptères; son rôle n'est pas défini par les indices de diversité. Il peut intervenir à plusieurs niveaux : comme *barrière* au plan des échanges entre parcelles, comme *abri* au plan du comportement de plusieurs espèces phytophages, comme route pour les insectes en transit.

Le sous-ensemble (3), bien que moins riche en plantes que le précédent, puisqu'il n'est composé que d'une culture de pommes de terre et de quelques adventices, comprend un nombre variable de diptères dont le régime alimentaire peut être très varié et pose le problème des associations trophiques.

La transformation des zones bocagères en zones arasées provoque à court terme, par ses modifications brutales, un appauvrissement considérable de la faune et de la flore. La question reste entièrement posée sur les conséquences à long terme au plan faunistique, soit du maintien de la pauvreté, soit d'un enrichissement de l'extérieur d'espèces déjà présentes ou nouvelles par l'extension des niches.

On peut donc s'interroger sur le rôle de la *diversité* dans l'analyse de la *complexité* des écosystèmes et de la *répercussion* sur la *stabilité* des peuplements.

BIBLIOGRAPHIE

- ARRHENIUS (O.), 1921. — Species and area. *J. ecol.*, **9**, 95-99.
- BLANDIN (P.), BARBAULT (R.), LECORDIER (C.), 1976. — Réflexion sur la notion d'écosystème : le concept de stratégie cénotique. *Bull. Ecol.*, **7**, 391-410.
- BERGER (W.H.), PARKER (F.L.), 1970. — Diversity of planctonic Foraminifera in deep sea sediment. *Science*, **168**, 1345-1347.
- BLONDEL (J.), FERRY (C.), FROCHOT (B.), 1973. — Avifaune et végétation : essais d'analyse de la diversité. *Alauda*, **41**, 63-84.
- BLONDEL (J.), 1975. — L'analyse des peuplements d'oiseaux, éléments d'un diagnostic écologique. 1. La méthode des échantillonnages fréquentiels progressifs (E.F.P.). *La terre et la vie*, **29**, 533-589.
- BOWMAN (V.A.) et al., 1969. — Comments on the distribution of indices of diversity. *Proc. int. symp. stat. Ecol.*, **3**, 315-359.
- BRILLOUIN (L.), 1959. — *La science et la théorie de l'information*. Paris, Masson, 302 p.
- CAIM (S.A.), 1938. — The species area curve. *Amer. Midl. Nat.*, **19**, 573-581.
- CANCELA DA FONSECA (J.P.), 1969. — L'outil statistique en biologie du sol. *Rev. Ecol. Biol. sol*, **4**, 1-30 et 533-555.
- CANCELA DA FONSECA (J.P.), 1977. — Quelques remarques à propos de la résilience et de la stabilité dans les écosystèmes. *Rev. Quest. Sci.*, **148**, 423-444.
- DAGET (J.), 1976. — *Les modèles mathématiques en écologie*. Paris, Masson, 172 p.
- DAGET (P.), 1968. — Quelques remarques sur les distributions de fréquences spécifiques dans les phytocénoses. *Oecol. planta*, **3**, 299-312.
- EDDEN (A.C.), 1971. — A measure of species diversity related to the log normal distribution of individuals among species. *J. exp. Mar. Biol. Ecol.*, **6**, 199-209.
- ELTON (C.), 1958. — *The ecology of invasion by animals and Plants*. 181 pp. Methuen.
- FAGER (E.W.), 1972. — Diversity a sampling study. *Amer. natur.*, **106**, 293-310.
- FISHER (R.A.), CORBET (A.S.), WILLIAM (C.B.), 1943. — The relation between the number of species and the number of individuals in a random sample from an animal population. *J. anim. ecol.*, **12**, 42-58.
- GAMULIN-BRIDA (H.), 1962. — Biocenose du littoral plus profond (circa littoral) dans les canaux de l'Adriatique moyenne. *Acta adriatica*, **9**, 1-196.
- GINI (C.), 1912. — Variabilità e mutabilità Studi economico guindici, Fac. Guirispradeuza Univ. Cagliari.
- GLEMAREC (M.), 1964. Bionomie benthique de la partie orientale du golfe du Morbihan. *Cah. biol. mar.*, Roscoff, **5**, 33-96.
- GLEASON (H.A.), 1922. — On the relation between species and area. *Ecology*, **3**, 158-162.
- GODRON (M.), 1965. — Application de la théorie de l'information à l'étude de l'homogénéité et de la structure de la végétation. *Oecol. planta*, **1**, 187-197.
- GODRON (M.), 1968. — Quelques applications à la notion de fréquence en écologie végétale. *Oecol. planta*, **3**, 185-212.
- GOODMAN (D.), 1975. — The theorie of diversity stability relationship in ecology. *Quaterly Rev. Biol.*, **50**, 237-266.
- GRENBORG (J.H.), 1956. — The measurement of linguistic diversity. *Language*, **32**, 109-115.
- HAIRSTON (N.G.), 1959. — Species abundance and community organisation. *Ecology*, **40**, 404-416.
- HILL (M.O.), 1973. — Diversity and evenness : a unifying notation and its consequences. *Ecology*, **54**, 427-432.
- HOLLING (C.S.), 1973. — Resilience and stability of ecological systems. *Ann. rev. Ecol. Syst.*, **4**, 1-23.
- HURLBERT (S.H.), 1969. — A coefficient of interspecific association. *Ecology*, **50**, 1-9.
- HURLBERT (S.H.), 1971. — The non concept of species diversity : a critique and alternative parameters. *Ecology*, **52**, 577-586.
- JACCARD (P.), 1902. — Lois de la distribution florale dans la zone alpine. *Bull. soc. vaud. sc. nat.*, **38**, 69-130.
- KEMPTON (R.A.), TAYLOR (L.R.), 1974. — Log series and log normal parameters as diversity discriminants for the lepidoptera. *J. anim. Ecol.*, **43**, 381-399.
- KING (C.E.), 1964. — Relative abundance of species and Mac Arthur's model. *Ecology*, **45**, 716-727.
- LEDOYER (M.), 1967. — Ecologie de la faune vagile des biotopes méditerranéens accessible en scaphandre autonome. IV — Synthèse de l'étude écologique. *Thèse Archiv. orig. centre doc. C.N.R.S.*, 1116, 239 p.

- LETTI (G.), 1965. — Bull' entropia su un indice del GINI e on altra mesure dell' eterogeneità di un colectivo. *Metron*, **24**, 332-378 (Résumé).
- LIONS (J.C.), 1976. — Application du concept de la diversité spécifique à la dynamique de trois populations d'Oribates (acaréens) de la forêt de la Sainte-Beaume. *Ecologia mediterranea*, **1**, 165-192 et **3**, 85-104.
- LYDOD (M.), GHELARDI (R.J.), 1964. — A table for calculating the equitability component of species diversity. *J. anim. Ecol.*, **33**, 217-225.
- LONGHURST (A.R.), 1959. — The sampling problem in benthic ecology. *Proc. N.Z. Ecol. soc.*, **6**, 8-12.
- MAC ARTHUR (R.H.), 1955. — Fluctuation of animal population and a measure of community stability. *Ecology*, **36**, 533-536.
- MAC ARTHUR (R.H.), 1964. — Environmental factor affecting bird species diversity. *Amer. natur.*, **98**, 387-397.
- MAC ARTHUR (R.H.), 1965. — Patterns of species diversity. *Biol. Rev.*, **40**, 510-533.
- MAC ARTHUR (R.H.), RECHER (H.), CODY (M.), 1966. — On the relation between habitat selection and species diversity. *Amer. natur.*, **100**, 319-332.
- MAC ARTHUR (R.H.), PIANKA (E.R.), 1966. — On optimal use of a patchy environment. *Amer. natur.*, **100**, 603-609.
- MAC INTOSH (R.P.), 1967. — An index of diversity and the relation of certain concepts of diversity. *Ecology*, **48**, 392-404.
- MAC NAUGHTON (S.J.), 1977. — Diversity and stability of ecological communities a comment on the role of empiricism in ecology. *Amer. natur.*, **111**, 515-525.
- MARGALEF (R.), 1951. — Diversidad de species en las comunidades naturales. *Publins inst. Biol. apl. Barcelona*, **9**, 5-27.
- MARGALEF (R.), 1969. — Diversity and stability: a practical proposal and a model of interdependence on diversity and stability in ecology systems. *Brookhaven symposia in biology*, **22**, 25-37.
- MAY (R.), 1974. — *Stability and complexity in model ecosystem*, 2nd ed., 265 pp. Princeton N.J. University Press.
- MENHINICK (E.F.), 1964. — A comparison of some species individuals diversity indices applied to sample of field insects. *Ecology*, **45**, 859-861.
- MISSONNIER (J.), 1976. — Les Bocages : histoire, écologie, économie. *Table ronde C.N.R.S.*, juillet 1976. 596 p.
- MURDOCH (W.W.), 1966. — Population stability and life history phenomena. *Amer. natur.*, **100**, 5-11.
- ODUM (E.P.), 1959. — *Fundamentals of ecology*, 2nd ed., 546 pp. W.B. Saunders Company.
- PATTEN (B.C.), 1962. — Species diversity in net phytoplankton of Raritan Bay. *J. mar. Res.*, **20**, 57-75.
- PEET (R.K.), 1974. — The measurement of species diversity. *Ann. rev. ecol. syst.*, **5**, 285-307.
- PIELOU (E.C.), 1966. — Species diversity and pattern diversity in the study of ecological successives. *J. Theor. Biol.*, **10**, 370-383.
- PIELOU (E.C.), 1969. — *An introduction to mathematical ecology*, New York, Wiley interscience, 286 p.
- PIELOU (E.C.), 1975. — *Ecological diversity*, Wiley interscience publ., 165 p.
- PIELOU (E.C.), ARNASON (A.N.), 1966. — Correction to one of Mac Arthur's species abundance formulas. *Science*, **151**, 592.
- PINEAU (P.), 1976. — Eléments d'analyse des résultats de piégeage d'une population de Carabidae en pays bocager. D.A.A. Statist. et inform., E.N.S.A. Rennes, 113 p.
- POOLE (R.W.), 1974 a. — Measuring the structural similarity of two communities composed of the same species. *Res. popul. ecol.*, **16**, 138-151.
- POOLE (R.W.), 1974 b. — *An introduction to quantitative ecology*. N.Y. Mc Graw, 532 p.
- PRESTON (F.W.), 1948. — The commonness and rarity of species. *Ecology*, **29**, 254-283.
- PRESTON (F.W.), 1962. — The canonical distribution of commonness and rarity. *Ecology*, **43**, 185-215 et 410-432.
- REYS (J.P.), SALVAT (B.), 1971. — L'échantillonnage de la macrofaune des sédiments meubles marins, in *Problèmes d'écologie*, Lamotte et Bourlière, Masson, 185-242.
- SANDERS (H.L.), 1960. — Benthic studies in Buzzards Bay. III the structure of the soft bottom community. *Limnol. ocean.*, **5**, 138-153.
- SANDERS (H.L.), 1968. — Marine benthic diversity : a comparative study. *Amer. natur.*, **102**, 243-282.
- SHANNON (C.E.), WEAVER (W.), 1949. — *The mathematical theory of communication*, Urbana illinois Press, 117 p.
- SIMPSON (E.H.), 1949. — Measurement of diversity. *Nature*, Lond., **163**, 638.

- SORENSEN (J.), 1948. — A method of establishing group of equivalent amplitude in plant sociology Based on the similarity of species content and its application to analysis of the vegetation on Danish common. *K. danoska vid Selok. Bot.*, 5, 1-34.
- TRAVERS (M.), 1971. — Diversité du micro-plancton du golfe de Marseille en 1964. *Marine biology*, 8, 308-343.
- USHER (M.B.), WILLIAMSON (M.H.), 1974. — *Ecological stability*. Chapman et Hall., Lond.
- VAN EMDEN (H.F.), WILLIAM (G.F.), 1974. — Insect stability and diversity in agro-system. *Ann. rev. entomol.*, 19, 455-475.
- VAN DERMEER (J.H.), MAC ARTHUR (R.H.), 1966. — A reformulation of alternative (b) of the broken stick model of species abundance. *Ecology*, 47, 139-140.
- VATOVA (A.), 1949. — La fauna bentonica dell'alto et medio Adriatica. *Nova thalassia*, 1, 1-110.
- WHITTAKER (R.H.), 1965. — Dominance and diversity in land plant communities. *Science*, 147, 250-260.
- WHITTAKER (R.H.), 1969. — Evolution of diversity in plant communities. *Brookhaven symp. Biol.*, 22, 178-196.
- WHITTAKER (R.H.), 1972. — Evolution and measurement of species diversity. *Taxon*, 21, 213-251.
- WHITTAKER (R.H.), WOODWELL (G.M.), 1969. — Structure production and diversity of the oak pine forest at Brookhaven. *J. ecol.*, 57, 155-174.
- WILHM (J.L.), 1968. — Biomass units versus numbers of individuals in species diversity indices. *Ecology*, 49, 153-156.
- WILHM (J.), 1972. — Graphic and mathematical analysis of biotic communities in polluted streams. *Ann. Rev. entomol.*, 17, 223-252.
- WILLIAMS (C.B.), 1950. — The application of the logarithmic series to the frequency of occurrence of plant species in quadrats. *J. ecol.*, 38, 107-138.
- WILLIAMS (C.B.), 1964. — *Patterns in the balance of nature*. Academic Press, 324 p.
- WILLIAMSON (M.), 1973. — Species diversity in ecological community, in *the mathematical theory of the dynamics of biological population*. Bartlett. Hiorn London academic, 325-335.
- YUL (G.V.), 1944. — *The statistical study of literary vocabulary*. London, Cambridge univ. press, 306 p.

COLLOQUE SUR L'ÉCOLOGIE DES LANDES (Rennes, 2-7 juillet 1979)

Le colloque sur l'écologie des landes organisé par la Société d'Ecologie, par la British Ecological Society et par le Groupe d'Etude des Landes armoricaines (G.E.L.A.) a eu lieu à Rennes et à Paimpont du 2 au 7 juillet 1979, organisé par M. le Professeur LEFEUVRE et par M. TREHEN, Directeur de la station de Paimpont, ainsi que par tous leurs collaborateurs et collaboratrices.

Ce colloque s'est déroulé d'une façon parfaite. Les collègues anglais et hollandais étaient nombreux, les étrangers équilibrant presque le nombre de Français.

Le colloque a été placé sous la présidence effective de M. le Professeur GREIG-SMITH, Président de la British Ecological Society. M. le Professeur RIOUX, Président de la Société d'Ecologie, a été représenté par le Professeur Claude DELAMARE DEBOUTTEVILLE, Secrétaire Général de la Société.

Le programme était le suivant :

Mardi 3 juillet. — Les sols des Landes, synthèse par M. ESTÉOULE, 5 communications; Organisation, évolution et fonctionnement des phytocénoses, synthèses par M. CHAPMAN (3 communications) et par M. TOUFFET (16 communications).

Mercredi 4 juillet. — Faune épigée, consommateurs primaires et secondaires, synthèse par MM. LEFEUVRE et MILES (17 communications); Diptères décomposeurs dans les landes armoricaines, synthèse par MM. TRÉHEN et WEBB (7 communications).

Jendredi 5 juillet. — Visite des landes des monts d'Arrée.

Vendredi 6 juillet. — Aménagement et conservation, modélisation, synthèse par E. DUFFEY (10 communications); table ronde sur les landes (4 communications).

Samedi 7 juillet. — Conclusions du colloque. Réception à la Mairie par M. HERVÉ, Maire de Rennes. Allocutions de MM. HERVÉ, GREIG-SMITH et Cl. DELAMARE DEBOUTTEVILLE.

Ce colloque a constitué incontestablement une réussite et a été fort suivi. Il a été souhaité qu'il ne s'agisse que d'un premier pas dans une collaboration écologique franco-britannique, voire européenne, de plus en plus accentuée et de plus en plus régulière.

Les travaux du colloque feront l'objet d'un prochain fascicule du *Bulletin* publié en français et en anglais.

RÉSUMÉS DE THÈSES

DEBUSSCHE (Max). — *Étude de la dynamique de la végétation sur le versant nord-ouest du mont Aigoual*. Thèse de docteur ingénieur soutenue le 31-07-1978. Université des Sciences Techniques du Languedoc, Montpellier, 2 vol., 74 p. + 67 p., fig., tabl., cartes. (Jury : Ch. SAUVAGE, J. BLONDEL, M. GODRON, E. LEYNAUD, A. VERNET).

Les paysages du Mont Aigoual sont le reflet d'une longue action de l'Homme, et ils se modifient, plus ou moins rapidement, sans cesse. Quel paysage le versant nord-ouest du Mont Aigoual pourrait-il offrir à nos yeux d'ici quelques années ? L'auteur apporte une réponse à cette question dans le cas de deux hypothèses, étayées par une étude économique réalisée au niveau régional par l'I.R.E.P. de Grenoble : d'une part l'extrapolation des tendances observées antérieurement, d'autre part la recherche d'un optimum d'utilisation des ressources fourragères. Les superficies couvertes de bois, de forêts, de landes ouvertes, de pelouses, sont sensiblement égales pour les deux hypothèses ; en revanche, les superficies occupées par les landes boisées, les jeunes reboisements, les accrues, et par les prairies et les cultures, sont nettement supérieures dans le cas du second scénario, alors que les superficies occupées par les landes fermées sont très nettement supérieures dans le cas du premier scénario. Les cartes de la physionomie de la végétation (et *a fortiori* les cartes d'occupations des terres), par la quantité d'informations qu'elles recèlent et par la simplicité de leurs thèmes sont très utiles pour aborder ces recherches ; elles servent de support concret pour un dialogue entre économistes et écologues et permettent de construire des modèles simples et pratiques, les matrices de transition. Mais toute sophistication de ces modèles paraît un peu vaine, et ils doivent rester une aide et une incitation à la réflexion.

Le Genêt purgatif est une des composantes essentielles, tant physionomique que dynamique, des paysages du versant nord-ouest du Mont Aigoual. Les communautés à Genêt purgatif occupent des milieux assez différents dans les séquences majeures à Chêne pubescent, à Chêne sessile, à Hêtre ; leur cortège floristique est de 200 espèces environ. La méthode synchrone — ou indirecte — a été utilisée pour étudier la cinématique et la

dynamique de ces communautés et elle a permis de mettre en place cinq types de successions. Le traitement informatique des états des variables et de la liste floristique de chaque relevé s'est montré plus riche d'enseignements et plus précis que le traitement de l'ensemble des relevés et de l'ensemble des espèces (qualifiées par une expression de leur recouvrement) pour construire les successions, ou même mettre en évidence les relations entre les différentes communautés. Cependant, la seconde démarche paraît particulièrement utile lorsque les facteurs actifs sont difficiles à évaluer (tels que le degré d'artificialisation et la charge animale).

Le maintien des communautés à Genêt purgatif est assuré essentiellement par la pratique du brûlis. Les stades jeunes succédant au brûlis, parcourus par les troupeaux, sont caractérisés par des espèces annuelles adaptées aux milieux fugaces, mais aussi par de nombreuses herbacées vivaces. En moins de dix années, le Genêt purgatif peut atteindre un recouvrement de 100 % et d'être accompagné alors seulement par un cortège floristique très réduit. Quelques années plus tard, un stade de sénescence, où le Genêt purgatif s'étiole et ses touffes s'ouvrent, débute par l'installation de Rosacées, puis d'essences pionnières, des Chênes ou du Hêtre. L'évolution dans le temps de « l'encombrement » de la végétation et des organes chlorophylliens, suit des schémas assez simples qui peuvent sans doute s'appliquer à d'autres communautés où les ligneux bas jouent un grand rôle. Au long des successions étudiées, les organes les plus actifs — organes photosynthétiques — perdent de leur importance au profit des organes moins actifs — organes de soutien —.

La diversité est très variable d'une communauté à l'autre ; elle diminue de manière irrégulière des stades jeunes aux stades les plus âgés ; une augmentation de la diversité serait sans doute sensible dans des stades d'âge supérieur à 25 ans. Le schéma de l'évolution de la diversité au long d'une succession conduisant du labour à la forêt montrerait une suite de maximums (correspondant au passage d'un faciès à un autre faciès) et de minimums (correspondant à la dominance d'une espèce sociale). Sur un laps de temps d'une vingtaine d'années, les espèces à stratégie démographique de type *r* sont progressivement remplacées par des espèces à stratégie

démographique de type K et la zoochorie devient un mode de dispersion plus fréquent. La connaissance de l'âge des peuplements a permis de montrer le ralentissement de la vitesse de renouvellement des espèces.

HUBERT (Daniel). — *Évaluation du rôle de la végétation des parcours dans le bilan écologique et agro-économique des Causses*. Thèse de Docteur-Ingénieur, Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier. (Jury : A. COTTE, Ph. DAGET, J.C. FLAMMANT, M. GODRON, P. REMY, Ch. SAUVAGE).

Le mémoire comporte deux parties. La première (118 p.) est purement écologique, description de la végétation, et étude des relations entre la végétation et le milieu ; la seconde (78 p.) est consacrée à l'interprétation de résultats d'expérimentations visant à corriger l'un des facteurs limitant la production des parcours : le niveau trophique du sol. Compte tenu des résultats obtenus l'auteur propose des aménagements pouvant améliorer la production globale des Causses et qui renouvelables.

Dans l'introduction, l'auteur rappelle et complète les données physiques, climatiques, historiques des Grands Causses et donne un aperçu général de leur végétation, parcours herbacés encombrés de buissons (Buis, Genevriers) au milieu desquels on rencontre quelques lambeaux de forêts naturelles de Pin Sylvestre, Chêne blanc et Hêtre, et des reboisements de Pin noir.

Puis, s'appuyant sur les travaux de l'Ecole d'Emberger, il étudie les relations existant entre la végétation des parcours et le milieu. Deux approches sont utilisées : il s'agit d'une part de l'Analyse écologique et d'autre part d'une étude globale de nature phytocénétique.

La première permet d'aboutir à la constitution de groupes écologiques ; les descripteurs les plus efficaces sont la texture du substrat et l'artificialisation du milieu, de plus cette approche permet de préciser l'importance de l'espèce dominante dans ces pelouses peu artificialisées sur substrat carbonaté.

La seconde approche utilise l'analyse factorielle des correspondances entre les relevés et les espèces non pondérées ou pondérées par leur fréquence. Elle permet de montrer l'intérêt des deux descripteurs déjà évoqués, la texture argilosableuse du substrat et l'artificialisation du milieu. A ces deux descripteurs vient ici s'ajouter un troisième : la dégradation du milieu, que l'auteur a évalué par le recouvrement de cailloux et de pierres à la surface du sol. Cette analyse permet en outre de définir des faciès dans les pelouses étudiées, par la combinaison du type de formation végétale et de l'espèce dominante. Sur les axes de l'analyse correspondant à la

dégradation et à la texture du sol, l'auteur met en évidence une imbrication en écaillés des faciès de végétation, ce qui lui permet, en s'appuyant également sur des études antérieures, de donner un schéma de la dynamique des pelouses caussenardes selon l'intensité du pâturage et dans différents types de milieu.

La seconde partie est consacrée à l'interprétation de résultats expérimentaux provenant de parcelles de parcours de 1000 m², implantées au Domaine de la Fage sur le Causse Larzac. Différentes doses de fertilisants sont apportées sur ces parcelles qui sont pâturées par des ovins.

Le nombre d'espèces recensées sous 100 points-quadrats d'une ligne permanente de mesure tend à diminuer à cause de la fertilisation.

En plus de l'étude des variations de fréquences spécifiques par espèce le long des lignes permanentes de mesure, l'auteur utilise l'analyse factorielle des correspondances comme méthode globale d'analyse diachronique de la végétation. Cette analyse lui permet de montrer que l'action de l'animal (brebis) est aussi importante que l'effet résultant de la fertilisation nitrophospho-potassique ($N = 100$ ou 200 kg/ha/an, $P_2O_5 = 100$ kg/ha/an $K_2O = 50$ kg/ha/an). On note que le faciès à *Bromus erectus* est capable d'évoluer beaucoup plus vite que le faciès à *Festuca duriuscula* plus dégradé.

Cette évolution est favorable à une restauration de la pelouse si le chargement en animaux n'est pas trop fort, au contraire s'il est trop fort, il y a dégradation du tapis herbacé. L'auteur montre que la production des légumineux et de beaucoup de graminées (que l'on peut qualifier d'oligotrophes) diminue au cours des années lorsqu'il y a fertilisation, alors que celle de *Bromus erectus* augmente.

La production globale du parcours non fertilisé est voisine de 1 000 kg de matière sèche par hectare et par an, sans compter les arbustes et correspond à environ une brebis/ha/an. La fertilisation permet de multiplier cette production par un facteur variant de 2 à 4 selon le degré de dégradation de la végétation initiale. Il faut remarquer qu'il y a peu de différence entre les deux traitements azotés retenus (100 et 200 kg d'azote par ha et par an).

La valeur pastorale (indice global de qualité) augmente d'environ 20 % et plafonne au bout de la quatrième année à un niveau de 30/100 (4 brebis par ha et par an) pour les traitements avec fertilisation alors que cette valeur pastorale diminue de 10 % dans les témoins (ce qui peut être attribué au passage de la « non-exploitation » à la pâture).

Cette expérience montre que dans certaines conditions expérimentales, pâture libre pendant deux semaines puis

retrait des animaux pendant quatre semaines, l'évolution du tapis végétal est très rapidement limitée.

Par ailleurs, l'auteur montre que dans des conditions un peu différentes, sous couvert de Chênes blancs, avec pâturage rationné, à altitude sensiblement égale et sur substrat identique on peut avoir une modification plus profonde de la pelouse avec le développement d'espèces fourragères « nobles » telles que *Trifolium repens* et *Dactylis glomerata* avec une valeur pastorale plafonnant à un niveau supérieur non encore atteint après cinq années d'étude.

Compte tenu de ces résultats et de l'intensité d'exploitation actuelle des parcours mesurée sur trois exploitations du Causse Méjean (inventaire pastoral au 1/5000) et à partir de la carte des faciès du Parc national des Cévennes (minutes au 1/250000), l'auteur montre qu'en utilisant les techniques simples : pâturage rationnel, et fertilisation des quelques zones les plus favorables, on Méjean. Dans le schéma qu'il propose, il insiste sur le rôle important que devrait retrouver l'arbre (en tant que modérateur des excès climatiques) pour la création d'un paysage bocager.

ETIENNE (Michel). — **Bases phyto-écologiques du développement des ressources pastorales en Corse.** Thèse de docteur-ingénieur, 29 juillet 1977. (Jury : M. GODRON, Ch. SAUVAGE, J.P. BARRY, A. MANCHE et G. LONG, directeur de thèse. Montpellier, Université des Sciences et des Techniques du Languedoc ; diffusée par le Centre Emberger du CNRS, Montpellier. 210 p., 28 fig., 9 tabl., 12 photos, 192 réf. bibl.

Ce mémoire rassemble des observations et des résultats obtenus après trois années d'étude phyto-écologique des ressources pastorales des zones de maquis en Corse.

Le contenu de ce mémoire est diversifié ; certaines parties sont des applications, au cas de la Corse, de principes et de méthodes proposées ailleurs (par exemple dans le Bas-Languedoc) dans le centre des travaux du Centre Emberger du CNRS ; d'autres parties peuvent être considérées comme des apports originaux à l'interface entre la recherche et le développement.

Il est tout d'abord indiqué les principes essentiels qui président à une réflexion approfondie sur les causes du sous-développement des zones rurales de l'intérieur de la Corse et souligné les conditions dans lesquelles une nouvelle stratégie du développement pourrait être proposée à partir d'un raisonnement portant sur le diagnostic écologique de l'état actuel des ressources végétales

et sur l'évaluation de leurs potentialités. Il est ensuite proposée une démarche originale et cohérente, à base écologique, pour l'élaboration de plans de valorisation des ressources pastorales.

Dans le premier chapitre, l'accent est mis sur la nécessité de disposer des informations de base dans les domaines climatologique, phytogéographique et écopourrait multiplier par trois le cheptel ovin du Causse logique. La démonstration est étayée à partir d'une zone-test de 60 000 hectares (vallée moyenne du Golo) qui a fait l'objet d'inventaires cartographiques thématiques détaillés (échelle 1/25 000).

- On souligne tout d'abord les difficultés qu'il y a à proposer une *interprétation climatique* cohérente en raison de l'absence quasi générale de données météorologiques. Cependant il est proposé une esquisse de ce que pourrait être un premier classement des climats de la zone du Golo, entre 300 m et 1 000 m d'altitude. On insiste, en particulier sur les *effets de continentalité thermique* — même à une faible distance de la mer —, et sur les facteurs qui induisent des *inversions climatiques* détectables à partir de la répartition de la végétation. Le territoire étudié est classé dans les *étages bioclimatiques méditerranéens sub-humide et humide au sens d'Emberger*.

- Quatre grandes *unités géologiques* sont représentées dans la zone-test étudiée, d'où son intérêt. Par ailleurs, le *relief* est très diversifié et accroît les *contrastes de situations écologiques rencontrées*.

- Il est proposé de subdiviser le territoire étudié en *régions et sous-régions naturelles*. Ces propositions sont discutées à partir de la répartition de la végétation. Par ailleurs, les *étages de végétation* de la zone d'étude sont décrits, et l'accent est mis sur le fait que les étages attendus sont quelquefois masqués en raison des *feux répétés*. Les *principales tendances des successions écologiques* en partant des stades post-culturaux (anciens et actuels) et en traçant les évolutions possibles vers les « formes » boisées, en passant par les nombreux stades de « maquis », sont explicitées.

En se basant sur les données du *Plan Terrier* (1795) et en les confrontant aux *données actuelles* (1975) une interprétation très intéressante, qualitative et quantitative, de l'évolution du *paysage végétal* et de l'occupation des terres dans un territoire où l'action de l'homme a été très importante et où elle paraît en régression est apportée. Les *séquences de végétation* qui caractérisent un certain aboutissement de la phytodynamique sont indiquées : il s'agit là de la première application à la Corse, sur la zone des maquis, de cette notion de séquence proposée en 1972 pour le Languedoc-Roussillon.

• L'application à la zone des maquis des principes de la *cartographie de l'occupation des terres* est faite pour la première fois en Corse. Les levés concernent 60 000 hectares de la zone-test de Golo. De plus, 500 000 hectares de la zone des « ligneux bas » de l'ensemble de la Corse ont fait l'objet d'une cartographie moins précise. Cette œuvre, réalisée au 1/25 000, constitue l'un des instruments le plus novateur aux yeux des aménageurs qui disposent ainsi d'une image exacte de la végétation actuelle, à partir de critères qu'ils peuvent facilement maîtriser.

• La carte de l'occupation des terres du Golo a donné lieu à diverses interprétations dont les deux principales sont : combustibles végétaux et potentialités pastorales.

• En ce qui concerne les *combustibles végétaux*, il a été utilisé la méthode proposée par L. TRABAUD pour le Languedoc-Roussillon ; celle-ci a cependant été adaptée aux cas rencontrés, notamment en ce qui concerne l'évaluation des risques de feux de végétation en fonction des saisons (hiver, été).

• La carte des *potentialités pastorales*, en raison de son originalité, a fait l'objet d'une présentation particulière et plus développée (cf. chap. III).

• Les données phyto-écologiques recueillies constituent une partie de celles que l'on considère comme indispensables pour effectuer correctement un diagnostic phyto-écologique ; il manque en particulier dans ce mémoire l'interprétation de relevés phyto-écologiques qui, bien qu'ayant été faits en nombre limité, n'ont pas fait l'objet d'une interprétation appropriée. ETIENNE s'en explique et propose cependant quelques éléments de réflexion sur les points suivants : *délimitation des secteurs écologiques*, détection des variables thermiques et pluviométriques par des *espèces indicatrices*, gradient d'humidité des stations et *végétaux indicateurs*, valeur indicatrice de nombreuses espèces en ce qui concerne les potentialités pastorales. Il s'agit là des prémisses d'un travail phyto-écologique plus complet qu'il faudrait poursuivre au niveau de la Corse tout entière.

Le deuxième chapitre est consacré à une évaluation de l'impact d'un ensemble d'innovations techniques destinées à mobiliser le potentiel pastoral et herbager des maquis bas à *Cistus monspeliensis*. Pour ce faire, il a été adopté une démarche expérimentale dont, dès le départ, les faiblesses et les limitations sont soulignées. En effet, il s'agit d'une *expérimentation en quasi vraie grandeur*, c'est-à-dire presque au niveau des conditions de gestion des ressources pastorales qui seraient celles d'un producteur rural informé.

• Deux zones d'essais sont présentées et leur choix est justifié sur des bases écologiques et agronomiques.

• Les *dispositifs adoptés* sont décrits en détail ; ils ont pour but de comparer les effets de divers traitements sur la végétation initiale constituée d'un maquis bas représentant 5 à 10 tonnes de matière sèche (biomasse aérienne), sur pied, à l'hectare.

• Les mesures ont été faites sur la *production végétale* (mesures de points quadrats, de matière sèche...) et sur la *production animale* (lait de brebis de race corse) pendant un peu plus de deux campagnes pastorales.

• L'évolution de la végétation soumise à des traitements de broyage, de fertilisation (NPK) et de rotation pastorale, ou de feux contrôlés, a montré des différences significatives selon les parcelles :

• les différences de comportement du Ciste de Montpellier ont été soulignées : très forte germination après un feu contrôlé, vigueur très affaiblie après broyage et fertilisation, favorisée par l'application de la fertilisation seule. Des observations de même nature ont été faites sur d'autres espèces (Bruyère, Daphne...).

• le feu favorise le maintien de *Erica arborea*, *Daphne gnidium*, du *Brachypodium ramosum* (forme *pilosum*) ;

• le « feu + fertilisation » favorisent *Brachypodium ramosum* (f. *pilosum* et *Agrosti* sp. pl.)

• la fertilisation appliquée seule sur le maquis bas favorise le développement des espèces annuelles (*Vulpia* sp. pl.) ;

• le « broyage + la fertilisation » favorisent les espèces pastorales de bonne qualité (*Lolium perenne*, *Dactylis glomerata*, *Trifolium subterraneum*) alors que le *Brachypode* sameux régresse.

• Les résultats enregistrés après deux années de mesure sont très significatifs et très encourageants :

• dans les parcelles traitées « feu + NPK », on passe de moins de 100 kg à 700 kg de matière sèche consommable par les animaux par hectare et par an ;

• dans les parcelles traitées « broyage + NPK », on passe de moins de 100 kg à 3 000 kg de matière sèche consommable par les animaux par hectare et par an ;

• la charge en unité ovines torse passe de 0,2 un. ovine torse/ha/an à 2,5 (feu + NPK) et 7,5 (broyage + fertilisation).

Ce sont là des résultats tout à fait inattendus qui constituent un apport extrêmement précieux pour la connaissance de la productivité végétale des maquis corses. Ils sont traduits sur le plan économique, par le passage d'une production laitière de l'ordre de 20 à 30 l de lait/ha/an à 450-500 l/ha/an dans le cas du traitement « broyage + NPK ».

Il est démontré par ailleurs l'effet bénéfique (synergique) de l'association « arbre + herbacé » ; en effet, c'est sous le couvert des *Quercus* ilex qui ont été dépressés que l'on rencontre au bout de deux ans la meilleure composition botanique sur le plan pastoral. En outre, le couvert des ligneux hauts favorise un allongement appréciable de la période de végétation herbacée (de l'ordre de 4 à 6 semaines).

Le chapitre III est consacré à une généralisation, à l'ensemble de la zone du Golo (60 000 ha), des résultats obtenus sur les dispositifs expérimentaux. Cette généralisation est faite à partir des unités délimitées sur la carte de l'occupation des terres, chacune d'elles étant évaluée d'une part, d'après son fonds pastoral actuel et, d'autre part, en fonction de ses potentialités pastorales. Cette étude aboutit à un zonage agro-sylvo-pastoral et à une carte des potentialités pastorales, qui est un thème nouveau et original. Étant donné que l'espace rural présente des ressources végétales diversifiées, il est présenté par ailleurs les bases écologiques de la mise en valeur agricole des terres cultivables et proposé les grandes lignes de ce que pourrait être l'aménagement sur des bases écologiques des zones forestières. Les aspects propres aux sciences humaines sont abordés ; une très utile contribution au calcul économique est donnée.

Pour la zone-test du Golo, ETIENNE montre que 6 000 hectares, soit 10 % de la zone étudiée, sont récupérables pour une nouvelle forme de pastoralisme dont il décrit les lignes principales. Cela correspond à une capacité de charge de l'ordre de 30 000 unités ovines laitières, ou à 3 millions de litres de lait/an. Les perspectives d'un aménagement rationnel des ressources pastorales sont encourageantes car, d'une part, l'espace pastoral serait contracté et les feux seraient supprimés et, d'autre part, l'on pourrait enfin songer à l'aménagement des zones à aptitude forestière.

Le coût des solutions techniques proposées (aménagement pastoral sur des bases écologiques) est modeste : 870/ha/an avec un amortissement en 15 ans des infra-structures et des interventions initiales. La mise en valeur en valeur des ressources pastorales sur une base écologique aurait pour avantage :

- de créer un revenu décent à l'éleveur ;
- de supprimer le coût social des feux de végétation ;
- de rationaliser l'utilisation de toutes les ressources de l'espace rural, entre autres de permettre enfin le dégagement de l'énorme potentiel forestier de la Corse.

Dans le chapitre IV, il est proposé une généralisation à l'ensemble de la Corse.

L'approche est fonction des multiples contraintes spécifiques au milieu insulaire de la Corse. Les problèmes socio-fonciers, financiers (capacité d'investissement), sont considérés comme étant aussi importants à considérer que ceux relatifs à la connaissance du milieu et de ses potentialités, à la nature des systèmes de production pastorale, agricole et animale.

M. ETIENNE se place un peu paradoxalement à deux niveaux : l'ensemble de la Corse (en fait, 500 000 hectares de la zone des maquis entre 0 et 1 000 m d'altitude) et le territoire d'une commune représentative, Sol-lacaro, dans la Corse du Sud. Il contribue ainsi à montrer comment le raisonnement écologique peut s'appliquer aux deux démarches apparemment contradictoire de la planification :

- la démarche *per descensum* : des pouvoirs publics vers les producteurs ruraux,
- la démarche *per ascensum* : des producteurs ruraux vers les pouvoirs publics.

L'intégration des systèmes écologiques et des systèmes sociaux, dans l'optique du Programme MAB est jugée comme une chance unique pour le développement harmonieux des zones rurales marginalisées.

En conclusion, M. ETIENNE montre les limitations des thèses qu'il a avancées et souligne cependant l'exceptionnelle chance de la Corse de disposer d'un énorme potentiel pastoral, capable de mobiliser les énergies nouvelles de la jeunesse, pour peu que les structures sociales le permettent.

Ce travail est une remarquable application du diagnostic écologique à l'aménagement des ressources renouvelables des zones rurales de la Corse. Il contribue à la fois à une meilleure connaissance de la végétation et du milieu et à une nouvelle alternative du développement des ressources de l'espace rural.

PONTAILLER (J. Y.). — La régénération du Hêtre en forêt de Fontainebleau. Ses relations avec les conditions hydriques stationnelles. Thèse de 3^e cycle, Université de Paris-Sud, Centre d'Orsay, 16 mars 1979, 112 p. (Jury : MM. B. SAUGHIER, G. LEMÉE, C. JACQUIOT, M^{me} N. VARTANIAN.)

Cette étude, menée dans une réserve biologique intégrale de la forêt de Fontainebleau, s'inscrit dans le cadre d'une action concertée D.G.R.S.T. portant sur la régénération du chêne et du hêtre dans le bassin parisien, en collaboration avec le C.N.R.F. de Nancy-Champenoux.

Essence des climats océaniques et montagnards, le hêtre est situé, à Fontainebleau, à la limite sud de son

aire d'abondance en plaine, il peut donc poser des problèmes de régénération liés au facteur hydrique, ceci d'autant plus que les sols sableux de la forêt ne disposent que d'une réserve en eau limitée.

Les observations ont été réalisées dans la réserve de la Tillaie, sur laquelle a été réunie une importante documentation écologique dans le cadre du Programme biologique international. Cette réserve est maintenant une hêtraie presque pure où les différentes phases de la dynamique cyclique forment une mosaïque. Les clairières ouvertes par la mort sur pied ou la chute des vieux arbres sont plus ou moins rapidement repeuplées par les semis de hêtre.

I. CARACTÈRES STATIONNELS.

L'éclairement et le régime hydrique, qui sont des facteurs importants de la régénération du hêtre, ont fait l'objet d'une analyse particulière. Le microclimat radiatif a été établi par des mesures continues au moyen de pyranomètres linéaires type INRA et à l'aide de photographies hémisphériques; ces techniques ont mis en évidence d'importantes différences quantitatives et ponctuelles selon la dimension et la forme des clairières. Il en est de même de la répartition des précipitations et de l'évolution des réserves en eau du sol, établies respectivement au moyen de pluviomètres et de mesures par l'humidimètre à neutrons type SOLO du CEA.

La comparaison avec la futaie fermée avoisinante a mis en évidence l'importance des modifications radiatives et hydriques provoquées par l'ouverture des clairières.

II. DÉMOGRAPHIE ET CROISSANCE.

La fructification du hêtre intervient à Fontainebleau avec une périodicité de 2 à 3 ans; les fainées sont généralement abondantes; 200 à 300 faines par mètre carré, et de bonne qualité: 50 % des fruits sont en bon état, les autres ayant avorté ou ayant été parasités sur l'arbre. Un des principaux facteurs limitant l'implantation de la nouvelle génération semble être la prédation des faines pendant l'hiver par les rongeurs et les oiseaux. L'activité de ces prédateurs, ainsi que la bonne conservation des fruits au sol pendant la mauvaise saison étant liée aux conditions climatiques, il a pu être établi une relation satisfaisante entre l'avenir à court terme des fainées et les conditions météorologiques du premier hiver, confirmant ainsi les observations antérieures de LE LOUARN et SCHMITT. Cette prédation revêt une importance particulière; la moitié des fainées sont en effet totalement anéanties au printemps suivant.

Il faut environ 20 semis par mètre carré pour espérer une régénération naturelle réussie. Le développement de ces semis est lié aux facteurs édaphiques et microclimatiques; on comprend dès lors l'importance d'un traitement sylvicole bien adapté aux exigences de l'espèce. Des comptages réguliers ont mis en évidence un taux de survie élevé et une croissance rapide en clairière alors que sous futaie les germinations reçoivent un éclaircissement insuffisant et n'ont que peu d'avenir. En clairière, et plus encore à découvert, le facteur hydrique peut s'avérer limitant les années sèches. L'enracinement du hêtre est superficiel. A âge égal, les plants de lumière ont cependant un système racinaire beaucoup plus développé que les plants d'ombre.

III. ÉTUDE ÉCOPHYSIOLOGIQUE DE L'ÉCONOMIE DE L'EAU.

Les caractéristiques morphologiques des feuilles d'ombre diffèrent de celles de lumière chez de nombreuses espèces; tel est le cas du hêtre dont les feuilles d'ombre sont plus minces et de teneur en eau plus élevée (rapportée à la matière sèche; c'est l'inverse si on rapporte à l'unité de surface). La densité stomatique des feuilles d'ombre est également plus faible que celle des feuilles de lumière.

L'étude de la relation: déficit hydrique foliaire/potential hydrique foliaire permet de rapprocher le comportement des feuilles de soleil du hêtre de celui des espèces résistantes à la dessiccation, celui des feuilles d'ombre rappelant par contre les espèces mésophiles sensibles à la sécheresse.

Le flux transpiratoire a été suivi au laboratoire et in situ par la méthode des feuilles coupées. On peut faire à ce propos diverses constatations:

1) la transpiration cuticulaire atteint des valeurs importantes, du même ordre que celle de la transpiration stomatique maximale pour les feuilles d'ombre;

2) l'humidité atmosphérique a sur ces phénomènes un rôle important;

3) les feuilles d'ombre régulent assez peu leurs pertes d'eau par voie stomatique.

L'étude in situ a été menée au cours de différentes journées en 1975 et 1976, cette dernière ayant été exceptionnellement sèche. La transpiration par unité de surface foliaire, plus élevée en clairière que sous futaie lorsque le sol est humide, s'abaisse en clairière jusqu'à devenir identique à celle des feuilles d'ombre lorsque l'humidité édaphique atteint le point de fanaison: le déficit hydrique foliaire maximum est plus élevé dans les populations de clairière que dans celles de futaie; malgré cette différence, la récupération nocturne du déficit hydrique est presque totale dans les premières alors qu'elle reste très incomplète dans les secondes.

A la fin de la saison sèche de 1976, la mortalité a été très importante en futaie à cause de la grande sensibilité des plants d'ombre à la sécheresse, et importante à découvert en raison des conditions hydriques extrêmement dures : ensoleillement prolongé, très forte demande évaporative, compétition avec une strate herbacée. La clairière semble constituer un heureux compromis entre ces deux situations extrêmes ; en 1976, la mortalité y a été inférieure à 3 % chez les plants étudiés (classe d'âge : 10-15 ans) alors qu'elle était en moyenne de 16 % dans une parcelle déboisée adjacente et de 24 % sous la futaie de la réserve biologique.

Ainsi, la structure du peuplement ligneux d'une hêtraie naturelle, non soumise à l'exploitation, est telle que la régénération y trouve, grâce à l'exiguïté des ouvertures, les conditions optimales. C'est là bien évidemment un facteur primordial de stabilité de cette biocénose. En ce qui concerne les hêtraies de plaine soumises à l'exploitation, ces observations confirment la nécessité de coupes de régénération ménagées dans le cas de sols filtrants à faible réserve en eau.

KRAËM (M.M.). — *Ecologie du Barbeau fluviatile *Barbus barbus* (L. 1758) [Poissons, Cyprinidae] dans le Haut-Rhône français*. Thèse de 3^e cycle en Ecologie fondamentale et appliquée des eaux continentales, soutenue à l'Université Claude-Bernard, Lyon I, le 2 février 1979 (Jury : MM. PATTEE, CUI-NAT, KTARI, PHILIPPART, ROUX).

L'étude des populations de Barbeaux (*Barbus barbus*, L. 1758) commence par une description des différents sites du Haut-Rhône ayant fourni le cadre de ce travail.

L'estimation des peuplements de poissons en densité et en biomasse fournit des valeurs importantes, dignes d'une « zone à Barbeau » à laquelle appartient le parcours étudié. Dans cette ichtyofaune, le Barbeau occupe une place honorable (deuxième rang en biomasse dans le canal de Miribel et quatrième dans le Rhône à Brégnier-Cordon). Dans l'Allier et dans l'Ain, ce poisson apparaît même dominant.

La répartition spatiale de la densité et de la biomasse des Barbeaux, selon les différents faciès du cours d'eau, montre que les zones assez courantes sur fond pierreux et présentant des abris rocheux ou végétaux constituent pour eux les biotopes les plus favorables. D'autre part les digues paraissent très fréquentées par les individus de petites et moyennes tailles, qui représentent une grande proportion de la population. Les gros individus, moins nombreux, se maintiennent plutôt dans les zones profondes et moins courantes.

La relation longueur-masse du Barbeau varie suivant les rivières ; le coefficient de condition, qui en découle, change avec le sexe, la taille ou l'âge du poisson et aussi avec la saison.

La structure d'âge des Barbeaux du Rhône révèle des variations dans le recrutement des classes d'âge (les unes sont faiblement représentées et suivies par d'autres présentant, au contraire, des effectifs importants) qui semblent bien correspondre aux fluctuations de la température estivale de l'eau, et dans un degré moindre, à celles du débit estival.

La croissance de cette espèce, en taille et en masse, est similaire dans le Rhône et dans l'Allier. Cependant, comparée à la croissance dans d'autres rivières d'Europe, elle apparaît assez faible. Une étude différentielle des deux sexes révèle une croissance lente chez les mâles et relativement rapide chez les femelles. La longévité de ce poisson apparaît importante (supérieure à 20 ans).

L'examen qualitatif de contenus stomacaux met en évidence un régime alimentaire assez varié, essentiellement zoophage, avec une composante permanente constituée, par ordre de dominance décroissante, de larves de Diptères, d'Ephéméroptères, de Trichoptères et de Nématodes. Ce régime paraît d'autre part, davantage lié à la taille et l'âge du poisson qu'à la composition de la faune benthique. Le Barbeau est planctonophage et microbenthophage pendant son jeune âge ; il devient essentiellement benthophage en vieillissant.

Enfin, les exigences écologiques du Barbeau vis-à-vis de la température et de l'oxygène dissous ont été mesurées comparativement avec celles d'autres espèces provenant des zones piscicoles voisines : Ombre, Goujon et Tanche. Le Barbeau se classe entre le Goujon et la Tanche pour la température, entre l'Ombre et le Goujon pour l'oxygène dissous.

LUMARET (Jean-Pierre) (1). — *Biogéographie et écologie des Scarabéides coprophages du sud de la France*. Thèse de doctorat d'Etat soutenue le 18 février 1978 à l'Université des Sciences et Techniques du Languedoc, Montpellier (Jury : MM. R. LEGENDRE, R. PAULIAN, M. LAMOTTE, M. GODRON, J. BA-RAUD, J.L. VERNET).

Les aires de répartition, telles qu'elles sont classiquement décrites, ne tiennent que rarement et imparfaitement compte de la niche écologique des espèces. Or les distributions effectives des organismes apparaissent de plus en plus comme une réponse modulée aux contraintes du milieu et aux multiples interactions entre les variables écologiques. La prise en compte de celles-ci

et des potentialités des espèces dans la recherche des causes des distributions fait l'objet de la Biogéographie écologique et c'est dans cet esprit qu'a été entreprise cette étude sur les Scarabéides coprophages du Sud de la France.

Le travail analysé ici se présente sous forme de deux tomes. Le premier constitue le texte proprement dit, appuyé par 68 figures, 224 références bibliographiques et 6 annexes ; le second tome forme un atlas zoogéographique de 91 cartes, dont 3 sont mobiles (échelle 1/1.000.000) ; cet atlas représente une synthèse de la répartition d'une centaine d'espèces.

La zone prospectée débordé largement la région méditerranéenne française située à l'ouest du Rhône et recouvre les franges orientales du bassin aquitain et le sud du Massif Central, de façon à appréhender les limites exactes des distributions le long des plus subtils gradients écologiques. Un premier chapitre est consacré à la présentation de cette région et à la description des principales entités géographiques. Les diverses influences climatiques (méditerranéennes, atlantiques et montagnardes) sont ensuite analysées en relation avec la diversité des milieux. Un accent plus particulier est mis sur l'existence d'une période plus ou moins longue de sécheresse estivale dont l'influence est déterminante sur la distribution de la faune méditerranéenne.

L'aspect méthodologique de l'échantillonnage des stations de récolte est développé dans un second chapitre. Des relevés ont été effectués le long de transects dont l'orientation et la longueur ont été choisis de façon à recouper plusieurs régions écologiques définies au préalable par des phytocéologues montpellierains. Celles-ci intègrent en effet en grande partie les principales variables écologiques susceptibles d'influer sur la répartition des Scarabéides coprophages. 731 stations de récolte ont été retenues sur ces axes, soit près d'une station tous les 10 km dans tous les sens. Plus de 50 000 insectes ont été recueillis, triés et déterminés ; ils appartiennent à 103 espèces réparties en 14 genres et 4 familles : Trogidés, Géotrupidés, Scarabéidés et Aphodiidés.

Un troisième chapitre est consacré à l'étude des facteurs physiques et biologiques susceptibles d'expliquer la répartition de ces espèces.

Une première partie pose le problème de l'analyse des distributions compte-tenu des contraintes méthodologiques imposées par la biologie des espèces capturées. La méthode de l'information mutuelle et des profils écologiques a été utilisée pour déceler quelles sont, parmi toutes les variables recensées, celles qui agissent effectivement sur la répartition stationnelle et régionale des espèces. Cette méthode présente plusieurs avantages. Elle est d'un maniement relativement aisé, mais surtout

elle permet de tester la validité de l'échantillonnage réalisé, de quantifier l'influence des variables sur chaque espèce et, pour une même variable, de classer les espèces selon leur réactivité à celle-ci. L'analyse des profils des fréquences corrigées établis pour chacune des 14 variables écologiques retenues a aidé à comparer les réactions des espèces en tenant compte de leur fréquence et de la fréquence des relevés dans chacun des états possibles pris par ces variables.

L'analyse des facteurs de distribution des 103 espèces recensées conduit dans une seconde partie de ce troisième chapitre, à la constitution de groupes écologiques dont les espèces participantes ont globalement la même répartition régionale. Il s'avère à cette occasion que, d'une façon générale, on peut définir des types régionaux de distribution auxquels se rattachent la plupart des espèces, mais dans le détail, cependant, on rencontre un certain nombre d'exceptions. Celles-ci sont discutées dans un chapitre ultérieur.

La plupart des espèces se distribuent le plus souvent le long d'un gradient altitudinal qui n'est en fait que le reflet de gradients climatiques où la température joue un rôle essentiel. On peut citer parmi les cas les plus démonstratifs la répartition des *Onthophagus* du groupe *fratricornis* (Preysl), ou bien les distributions de *Geotrupes stercorarius* (L.) et de *Geotrupes pyrenaeus* Charp., ou bien encore celle de *Aphodius (Acrosus) depressus* (Kugl.). Les conditions édaphiques (par la nature du sol, sa texture, son humidité ou son pouvoir calorifique) modulent ensuite ces répartitions qui, au niveau strictement stationnel, sont encore conditionnées par le degré d'ouverture du milieu. De nombreuses observations biologiques inédites ont permis de la sorte une meilleure compréhension des distributions, tant au niveau stationnel que régional.

L'atlas zoogéographique qui a été réalisé à partir de ces données intègre d'un point de vue cartographique les niveaux seuls des variables significatives définies par le calcul. Pour chaque espèce les stations de capture sont incluses au sein d'une aire de répartition potentielle qui constitue une aire idéale de distribution tenant compte des contraintes physiques du milieu.

Une dernière partie de ce troisième chapitre est consacrée à l'analyse synécologique de la répartition des Scarabéides coprophages et à divers aspects de leur peuplement. Il était en effet nécessaire de savoir si, à travers toutes les répartitions individuelles, se dégageaient des types de peuplements propres à des entités régionales, comme par exemple les régions écologiques, et quelles étaient les valeurs de ces découpages. Il a été procédé, à l'aide du coefficient de corrélation de point, à la comparaison des affinités faunistiques entre les 731 stations prises 2 à 2 sur le critère présence-

absence des espèces. Les regroupements des stations affines amènent à la constitution de secteurs faunistiques dont les limites sont effectivement souvent relativement proches de celles des régions écologiques, ce qui confirme a posteriori le bon choix de celles-ci pour l'établissement des transects d'échantillonnage. Par des calculs similaires un regroupement des secteurs faunistiques permet de définir 12 régions faunistiques auxquelles jouxent un certain nombre de secteurs de transition. Ces régions, qui ont été représentées au niveau d'une carte de synthèse par des couleurs différentes, sont les suivantes :

- les dunes littorales ;
- les plaines littorales et sub-littorales ;
- la Camargue ;
- les émergences de la plaine littorale ;
- les garrigues ;
- les causses et les secteurs assimilés ;
- les secteurs atlantiques, où l'on peut distinguer une sous-région de plaine et une sous-région de montagne ;
- le Quercy et les Ségalias ;
- les montagnes cristallines du sud du massif Central ;
- les hautes montagnes pyrénéennes ;
- les vallées et les petits bassins ;
- les Albères et la région de Banyuls.

L'analyse approfondie du peuplement de chacune de ces régions montre qu'il s'agit d'entités faunistiques relativement stables dans les conditions écologiques actuelles. La plupart de ces associations d'espèces se sont établies sur des critères d'ordre édapho-climatique, les facteurs d'origine historique ne transparaissant plus que rarement, sauf au niveau de certaines stations. Par contre, dans quelques zones très privilégiées, comme la région des Albères (Pyrénées-Orientales), on constate que les distributions actuelles sont très perturbées et sont encore très marquées par les bouleversements climatiques des derniers millénaires.

Le dernier chapitre de ce travail constitue un essai d'explication de la dynamique des répartitions. Les con-

ditions écologiques actuelles ne peuvent par toujours expliquer comment s'est effectué le peuplement d'une région par une espèce donnée. Une distribution peut être discontinue dans l'espace, ou bien une aire peut être atypique et aucun facteur actuel ne peut en expliquer les contours. Les causes possibles de ces isollements géographiques sont discutées en relation avec les conditions paléoclimatiques et paléogéographiques des quinze derniers millénaires qui ont profondément marqué le sud de la France. Ces perturbations du milieu se sont traduites au niveau de la faune par des modifications des peuplements dont les distributions actuelles ne peuvent entièrement s'affranchir. Plusieurs exemples de répartition sont ainsi examinés en relation avec les données paléogéographiques disponibles.

Il apparaît de la sorte que du point de vue biogéographique ce travail constitue le bilan d'une situation à un moment donné. L'explication des divers degrés de réunssite des différentes espèces réside dans la connaissance précise des paramètres de leur niche écologique et peut être ramenée globalement à une étude des types de stratégies r et k . Un certain nombre d'espèces du type k n'apparaissent plus suffisamment aptes à surmonter les transformations de plus en plus rapides des biotopes que l'on observe aussi bien en Europe moyenne que dans le sud de la France. On assiste ainsi à des disjonctions importantes de leurs aires de répartition, au moins pour les espèces les plus fragiles qui ne sont plus en mesure, avec un taux trop faible de renouvellement de leurs populations, de faire face à toute leur aire potentielle de distribution. Au sein d'un même genre les espèces qui résistent le mieux, et qui semblent même progresser en certains endroits, sont celles dont la valence écologique est la plus forte (cas de *Copris lunaris* (L.) par exemple, qui progresse au détriment de *C. umbilicatus* Ab. de P. et de *C. hispanus* (L.)).

Des études complémentaires permettront d'affiner ces conclusions tandis que des contrôles périodiques de la répartition des espèces les plus fragiles pourraient être utiles en fournissant des indications sur le sens de l'évolution des écosystèmes.

ANALYSES D'OUVRAGES

LEROY (Yveline), 1979. — *L'Univers sonore animal. Rôle et évolution de la communication acoustique*, Collection « Ecologie fondamentale et appliquée », Gauthiers-Villars, 403 p., 164 fig. et photos, 15,5 × 24 cm, Bibliographie et 2 index, broché, 120 FF.

La communication sonore entre les animaux était jusqu'à maintenant mal connue, et surtout il n'y avait pas d'exposé exhaustif sur cette question très importante.

« L'ensemble des cris et des chants des animaux enrobe la biosphère d'une polyphonie qui n'a fait, jusqu'ici, l'objet d'aucune analyse. En chaque lieu se différencie un univers sonore, système complexe qui n'est pas aussi inorganisé qu'on pourrait le penser à première vue. Il faut en préciser les règles de structuration, la dynamique de l'agencement acoustique ».

Cette polyphonie a été analysée d'une façon très sérieuse dans ce livre fort bien documenté et fort bien illustré. Les derniers chapitres concernant les convergences sonores et l'évolution du phénomène acoustique donnent une synthèse intéressante et nous permettent de bien comprendre la projection des analyses de détail exposées au cours des chapitres précédents, dans le cadre de la biologie générale, et particulièrement l'écoéthologie. La bibliographie est bien développée et sera fort utile.

Au total, un excellent livre qui sera utile à tous les écologistes.

C.D.D

JACQUIOT (Clément), 1978. — *Ecologie des champignons forestiers*. Collection « Ecologie fondamentale et appliquée », Gauthier-Villars, 17, rue Rémy-Dumoncel, Paris-14^e, 94 p., 8 planches couleurs et noir et blanc.

Monsieur JACQUIOT avec sa grande expérience nous présente en un livre relativement court (94 pages), une introduction pour une meilleure compréhension du rôle des champignons dans la forêt. Les champignons parasites saprophytes sont d'abord présentés. Puis viennent

les Mycorrhizes. Sont également évoqués le rôle des antagonismes, et les relations entre les champignons et la faune. Il s'agit d'une excellente introduction dans le cadre d'un enseignement d'écologie fondamentale et appliquée.

C.D.D.

DELANY (M.J.) et HAPFOLD (D.C.D.). — *Ecology of African mammals*. Longman éditeur, London, 1979. Un volume relié 435 p. PRIX : 25 livres sterling.

Ce volume, très bien présenté et abondamment illustré de schémas, de graphiques et de photos, est le troisième de la série : « Tropical ecological series » qui comprend les titres suivants : *Tropical forest and its environment*, et *Animal ecology in tropical Africa*.

Ecology of African mammals est une très bonne synthèse de nos connaissances sur les Mammifères africains (appartenant à tous les ordres et non pas seulement aux espèces de grande taille), tenant compte largement de tous les travaux, y compris de ceux des chercheurs qui publient en français et qui jouent un rôle non négligeable. Le plan est le suivant. Une première partie présente la faune mammalienne africaine actuelle, ses modifications aux époques géologiques et en particulier au quaternaire, puis compare cette faune avec celle d'autres régions, néotropicale en particulier. Une deuxième partie étudie les Mammifères dans leurs diverses zones biotiques : rain forest, savannes, zones arides, montagnes. La troisième partie, la plus développée, présente une synthèse sur l'auto-écologie, le comportement, l'écophysiologie, la dynamique des populations, les budgets énergétiques, etc. Enfin la dernière partie montre quelles sont les relations de cette faune riche et originale avec l'homme et quel peut être son avenir face aux modifications rapides subies actuellement par le continent africain. Une bonne bibliographie et un index terminant le livre.

Nous conseillons vivement la lecture de ce livre à tous les zoologistes et à tous les écologistes.

R. DAZOZ

MONTGOMERY (G. Gene), editor. — **The Ecology of arboreal folivores**. The symposia of the national zoological park. Smithsonian Institution Press, Washington D.C., 1978. Un vol., 574 p.

Voici également un très bon ouvrage sur l'écologie des régions tropicales, puisqu'il traite des animaux consommateurs du feuillage des arbres, en considérant essentiellement les mammifères tropicaux. Il s'agit du compte-rendu d'un colloque qui s'est tenu aux Etats-Unis et qui a réuni une quarantaine de chercheurs. Un article préliminaire expose quelles sont les difficultés que l'on éprouve pour maintenir en captivité des Mammifères arboricoles folivores. Il est bien certain qu'une meilleure connaissance de leur écologie, et en particulier de leur régime alimentaire, sera très utile et facilitera l'élevage d'espèces rares plus ou moins menacées de disparition.

Le feuillage en tant que source d'alimentation est tout d'abord étudié. Divers aspects sont envisagés : productivité, phénologie, valeur nutritive, sécrétion par les arbres de substances agissant comme défense chimique contre les mangeurs de feuilles. Les folivores non mammaliens sont des insectes, des reptiles et, peut-être, des oiseaux. Ils sont étudiés dans une deuxième partie. Tout le reste du volume (plus de 400 pages) est consacré aux Mammifères. Des données générales sont apportées comme par exemple l'analyse des besoins énergétiques des mangeurs de feuilles, le métabolisme de l'eau, la morphologie des dents, la digestion des feuilles et l'anatomie du tube digestif, la locomotion. Deux autres parties considèrent d'une part les Primates, d'autre part les Marsupiaux, les Edentés et les Rongeurs. Les contraintes écologiques auxquelles sont soumis les Primates sont analysées en décrivant les stratégies adaptatives et les mécanismes qui assurent la cohabitation de plusieurs espèces voisines. Certains chapitres de ce livre sont de très utiles mises au point ; citons par exemple ceux qui sont consacrés au koala, ou aux deux espèces de paresseux. Quelques très bonnes photos viennent rendre encore plus agréable la lecture de ce livre qui doit être vivement conseillé à tous les écologistes qui s'intéressent aux Mammifères, et aux autres écologistes également.

R. DAJOZ.

BOLIN (B.), DEGENS (E.T.), KEMPE (S.), KETNER (P.), éditeurs. — **The global carbon cycle**. *Scope*, n° 13. John Wiley and Sons, 1979. Un vol., 490 p. Prix : 17,50 livres sterling.

Dans la très intéressante série *Scope* (dont nous avons déjà ici même mentionné l'existence), ce volume consa-

cré au cycle du carbone représente une étude exhaustive qui nous semble la plus complète et la plus à jour qui existe actuellement. On verra en consultant ce livre que les estimations faites à l'échelle mondiale sont difficiles et que les valeurs adoptées, par exemple pour la productivité annuelle nette ou la biomasse, varient largement avec les auteurs.

Tous les aspects du cycle du carbone sont passés en revue, aussi bien en ce qui concerne le carbone organique de la matière vivante que le carbone à l'état de carbonate des eaux et des sédiments.

Le sommaire suivant donnera une idée de la richesse des informations contenues dans ce numéro de *Scope*. Tout d'abord une synthèse sur le cycle global du carbone dans la biosphère commence le livre. Puis une courte analyse de l'état du carbone dans le milieu extraterrestre, préambule à une hypothèse sur l'origine et l'évolution des molécules carbonées complexes. Les variations de la teneur de l'atmosphère en gaz carbonique sont décrites et commentées ; un chapitre étudie les gaz rares renfermant du carbone, comme le méthane et l'oxyde de carbone. La productivité primaire et la biomasse des végétaux sont évaluées, puis les effets des activités humaines sur le cycle du carbone en milieu terrestre, en particulier les effets possibles de l'augmentation du gaz carbonique sur la photosynthèse. On passe ensuite au milieu marin et d'eau douce pour décrire la productivité primaire, le système des carbonates, le carbone organique particulaire et dissous. Enfin le devenir du carbone dans les roches et l'emploi des satellites pour les études relatives au cycle du carbone sont passés en revue.

Ce volume est une source de documentation qui est indispensable à tout écologiste intéressé par les phénomènes qui se produisent à l'échelle de la biosphère.

R. DAJOZ.

OZENDA (P.) et collaborateurs. — **Cartes de la végétation des états membres du Conseil de l'Europe**. Strasbourg, 1979, collection *Sauvegarde de la Nature*.

Cette publication comprend d'une part trois cartes en couleurs représentant, à l'échelle du 1/3 000 000, la végétation des états membres du conseil de l'Europe, d'autre part une notice explicative de 97 pages. L'échelle des cartes n'a évidemment pas permis aux auteurs d'entrer dans le détail. Les cartes sont des cartes de végétation climax. Mais elles seront cependant utiles, en particulier aux enseignants. D'autant que le texte qui les accompagne apporte de nombreuses précisions complémentaires, quelques cartes en noir et blanc, et

une précieuse bibliographie. D'autres cartes sont annoncées ultérieurement. On peut se procurer ce travail en écrivant au Conseil de l'Europe à Strasbourg.

R. DAJOZ.

GRANHALL (U.), éditeur. — **Environmental role of nitrogen-fixing blue-green algae and asymbiotic bacteria**. *Ecological Bulletins* (Stockholm), n° 26, 1978, 391 p.

Dans la série *Ecological Bulletins*, éditée par le Swedish Natural Science Research Council, et dont nous avons déjà rendu compte dans cette revue, le volume 26 aborde un sujet intéressant et important, du point de vue pratique, celui des organismes Protocaryotes fixateurs d'azote atmosphérique. Il est nécessaire en effet de mieux connaître le rôle joué par ces organismes (Bactéries et Cyanophycées) dans l'économie en azote des divers écosystèmes. On peut ainsi réaliser des économies non négligeables en engrais azotés, et mieux exploiter les Légumineuses pour satisfaire les demandes en protéines d'une population mondiale toujours croissante. Dans ce volume le rôle des organismes fixateurs d'azote vivant en milieu terrestre et en milieu aquatique est examiné par divers auteurs. On note par exemple que des récoltes plus importantes de Graminées tropicales ont été obtenues pendant plusieurs années après inoculation par diverses souches de *Spirillum lipoferum*. Les botanistes et les agronomes trouveront dans ce volume nombre de faits intéressants.

R. DAJOZ.

Isotope hydrology 1978. Proceedings of an international symposium on isotope hydrology. International Atomic Energy Agency, Vienna, 1979, deux vol., 974 p.

Les 46 articles réunis dans ces deux volumes correspondent à des recherches en hydrologie effectuées à l'aide d'isotopes comme ^{18}O ou ^2H . Cette méthode est de plus en plus répandue. Les travaux sont effectués dans toutes les parties du monde et intéressent aussi bien les interrelations entre les eaux de surface et les eaux de profondeur, que l'écoulement des eaux de profondeur, l'âge de ces eaux profondes, les eaux profondes fossiles et leur utilisation dans les zones arides, ou les eaux de surface. Comme toutes les publications de l'Agence internationale de l'énergie atomique, celle-ci est assez spécialisée, mais les chercheurs intéressés par les divers aspects du cycle de l'eau y trouveront largement matière à réflexion.

R. DAJOZ.

FRANZ (H.). — **Ökologie der Hochgebirge**. G. Ulmer, éditeur, Stuttgart, 1979. Un vol. relié, 495 p., nombreuses illustrations. Prix : 118 DM.

L'auteur qui est entomologiste, a une bonne connaissance directe de nombreux massifs montagneux dans le monde entier. C'est ce qui fait l'intérêt de la synthèse qu'il nous présente. Le plan est classique : on présente tout d'abord une étude pédologique et climatologique. Puis un chapitre est consacré à l'écologie des plantes de haute montagne. Vient ensuite l'écologie des animaux, puis sont passées en revue les principales montagnes du globe, aussi bien en ce qui concerne les écosystèmes terrestres que d'eau douce.

Dans l'ensemble il s'agit d'une bonne mise au point. Nous nous permettons cependant de faire quelques critiques. L'absence d'un index des espèces citées rend difficile la recherche d'un renseignement sur une plante ou un animal. Il est évidemment difficile de réunir la documentation sur tout ce qui a été publié dans le monde en écologie montagnarde. Mais certaines lacunes sont regrettables. En ce qui concerne les Pyrénées on ne trouve pas mention de nombreux travaux qui ont été faits dans cette chaîne de montagne, par exemple en hydrobiologie dans le massif de Neouville.

Malgré ces critiques l'ensemble de l'ouvrage est bon et mérite de figurer dans la bibliothèque de tous ceux qui s'intéressent à l'écologie montagnarde.

R. DAJOZ.

DUCHAUFFOUR (Philippe), 1977. — **Pédologie. Tome 1 : Pédogenèse et classification**. Masson, Paris, 477 p., 92 fig., 16 planches.

Il s'agit de la dernière mise à jour du désormais célèbre *Traité de Pédologie*. Constatant, à juste raison, l'intérêt grandissant porté à la Pédologie, tant de la part des agronomes et des forestiers que des fondamentalistes : botanistes, microbiologistes et zoologistes du sol, l'auteur a décidé d'élargir considérablement son ouvrage (d'où la parution en deux tomes), ce qui lui permet d'expliquer de façon plus approfondie les processus généraux de la pédogenèse. La classification des sols n'est plus considérée comme l'objet essentiel de la Pédologie.

Le problème crucial des pédologues est, semble-t-il, de comprendre comment se forment les sols et, par là même, comment agir, scientifiquement s'entend, sur l'évolution des sols, dans le but d'une amélioration à

des fins pratiques ou pour remédier à des catastrophes. On sait qu'à partir d'une même roche mère et dans des conditions climatiques et hydriques similaires, des sols extrêmement différents peuvent apparaître, par exemple, sous climat atlantique, un sol brun acide ou un sol podzolique sur limon décalcifié. Il faut alors faire intervenir dans le déterminisme de cette évolution divergente, l'histoire du terrain considéré, et en particulier l'influence des êtres vivants : la végétation (c'est un domaine que connaît particulièrement bien l'auteur) et l'homme, les deux étant d'ailleurs liés, et cela depuis des temps très reculés. C'est ce point de vue historique qui guide l'auteur dans cet ouvrage, ce qui n'était pas le cas (ou du moins n'était pas aussi ouvertement affiché) dans les éditions précédentes.

On peut cependant regretter (mais la faute n'en incombe pas uniquement à Ph. DUCHAUFFOUR) la non-prise en compte de l'influence de la faune du sol et de la microflore. Il s'agit là de recherches encore peu avancées (mises à part de bonnes études sur le rôle des lombrics, rôle qui est d'ailleurs cité dans le chapitre sur les processus de matière dans les sols), recherches qui prendront certainement une place de plus en plus importante dans les décennies à venir.

On remarquera également l'importance donnée aux argiles, notamment au type d'argile dominant (lié à son origine, toujours le point de vue historique !), et au fer, en particulier la teneur en fer de la roche-mère, dans les processus de pédogenèse.

Cet ouvrage, indispensable à toute personne ayant besoin d'informations synthétiques sur le sol en général ou un type de sol particulier (les sols de tous les climats sont étudiés de manière détaillée), prend donc en compte les données les plus récentes. Encore un petit reproche cependant, mais il est peut-être à adresser à l'éditeur : il n'y a pas (plus !) de photographies en couleurs, ce qui complèterait bien utilement les descriptions des profils.

Malgré tout, il ne faut pas conclure sur une mauvaise impression, bien au contraire, car il s'agit là d'un ouvrage fondamental. Espérons que le second tome sera de la même qualité.

Jean-François PONGE.

DOYLE (G.A.) et MARTIN (R.D.), 1979. — *The study of Prosimian Behavior*, Academic Press, INC, 696 p., figs.

Les recherches sur le comportement des Prosimiens avance rapidement en plusieurs régions du monde. Je

pense que cet ouvrage correspond à une synthèse assez vaste de ce qui se fait actuellement, compte tenu toutefois qu'il s'agit du travail de certaines écoles, et en l'occurrence principalement au laboratoire d'écologie, à Brunoy. Il apparaît que tous ceux qui s'intéressent au comportement des Prosimiens doivent posséder ce livre dans leur bibliothèque. Certains des chapitres correspondent à des aspects qui n'ont encore jamais été publiés sous forme de mise au point, ce qui ne fait que renforcer leur intérêt.

C.D.D.

MINVILLE (P.), 1979. — *A la découverte du 6^e continent*. Denoël, 1979.

Il s'agit essentiellement de récits sur la découverte du domaine souterrain en fonction des différentes missions qui ont été faites au cours de ces récentes années.

Signalons, en particulier, un très bel exposé des recherches sur le Sarisargnema et des essais de prospections sur les « cratères » de Humboldt et de Martel au Vénézuéla.

L'Ecologie souterraine se développe. Il semble important de connaître les œuvres qui essayent de faire découvrir ces problèmes à nos jeunes concitoyens.

C.D.D.

ATLAS D'ENTOMOLOGIE. Tome I : Initiation à l'Entomologie, tome II : Paléontologie et peuplement de la terre, 1979, éditions N. BOUBÉ, 11, place Saint-Michel, 75006 Paris.

Il s'agit de la réadaptation du classique ouvrage du Professeur René JEANNEL paru en 1945.

Le premier volume *Initiation à l'Entomologie* est remis à jour par A. VILLIERS. Signalons les très belles figures qui viennent s'ajouter à l'édition originale.

Le deuxième volume intitulé *Paléontologie et Peuplement de la Terre* correspond au texte du Dr René JEANNEL. Il n'est pas remis à jour. Il nous sera très utile si l'on songe à l'absence d'ouvrages de cette dimension. En une certaine mesure, une remise à jour eût été souhaitable, tout au moins quant à des révisions récentes. Ce volume reste le volume de référence indispensable à tous les naturalistes.

C.D.D.

BRISOU (J.-F.), DENIS (F.A.), 1978. — *Hygiène de l'environnement maritime*. Collection de *Biologie des Milieux Marins*, 2 éditions, Masson, 120 bld Saint-Germain, Paris 6^e, 218 p., 7 fig.

Les notions générales de microbioécologie et du comportement des microbes dans les mers correspondent à une introduction extrêmement précise conduisant tout naturellement à envisager les formes polluantes, l'autodépuration, et ses limites. Le bilan des contaminants microbiens est également largement développé en cinq

chapitres. Les espèces classiques et épidémiologiques des maladies contractées dans l'environnement maritime correspondent certainement à l'une des meilleures mises au point de ce sujet extrêmement polymorphe. Si l'on tient compte que tous ces sujets sont d'actualité, il faut reconnaître à MM. BRISOU et DENIS les qualités pédagogiques remarquables puisqu'en 197 pages, ils réussissent à nous introduire à un sujet fort complexe. La bibliographie d'orientation est bien développée et permet à un jeune chercheur de commencer à s'orienter dans ce vaste champ.

C.D.D.

Le Directeur de la Publication : Cl. DELAMARE DEBOUTTEVILLE

Tous droits de traduction, d'adaptation et de reproduction par tous procédés réservés pour tous pays.

La loi du 11 mars 1957 n'autorisant, aux termes des alinéas 2 et 3 de l'article 41, d'une part, que les copies ou reproductions strictement réservées à l'usage privé du copiste et non destinées à une utilisation collective et, d'autre part, que les analyses et les courtes citations dans un but d'exemple et d'illustration, « toute représentation ou reproduction intégrale ou partielle, faite sans le consentement de l'auteur ou des ayants-droits ou ayants-cause, est illicite » (alinéa 1^{er} de l'article 40).

Cette représentation ou reproduction, par quelque procédé que ce soit, constituerait donc une contrefaçon sanctionnée par les articles 425 et suivants du Code pénal.

Imprimerie Louis-Jean, 05002 Gap (France). Dépôt légal n° 484-1979. — Imprimé en France.

OJD Diffusion — Numéro d'inscription à la Commission Paritaire : 50062.



INSTRUCTIONS AUX AUTEURS

Seuls les membres de la Société à jour de leur cotisation peuvent publier dans le Bulletin. Dans tous les cas les articles proposés seront soumis à un comité de lecture composé par le Conseil de la Société d'Ecologie. Sauf dérogation spéciale les articles ne devront pas dépasser 20 pages imprimées. Les clichés photographiques sont à la charge des auteurs.

Les manuscrits, dactylographiés en double interligne au recto seulement de feuilles numérotées, seront présentés sous leur forme définitive, et rigoureusement soignés dans le fond comme dans la forme. Les noms propres devront être en capitales ou soulignés d'un double trait, les noms scientifiques latins soulignés d'un seul trait. Le titre du manuscrit devra être suivi du prénom et du nom du ou de chacun des auteurs, ainsi que de l'adresse du laboratoire dans lequel le travail a été effectué. Les auteurs éviteront, sauf nécessité impérieuse, les abréviations autres qu'usuelles; les notes infrapaginales, exceptionnelles et courtes, seront numérotées de 1 à n du début de l'article à la fin. Les références bibliographiques seront groupées à la fin du texte dans l'ordre alphabétique des noms d'auteurs; elles devront être conformes au modèle suivant :

De BACH (P.) et SUNDBY (R.A.), 1963. — Competitive displacement between ecological homologues. *Hilgardia*, 34, p. 105-166.

Le titre des périodiques sera abrégé d'après les règles internationales de nomenclature (*World list of scientific publications*, 4^e édition). Tout article de plus de 4 pages imprimées sera précédé d'un résumé en anglais ou en allemand. Ce résumé sera conforme au Code du bon usage en matière de publications scientifiques (UNESCO/NS/177).

Les dessins, exécutés à l'encre de Chine sur papier calque, bristol ou carte à gratter, ainsi que les photos, devront être groupés de façon à éviter le plus possible des frais de mise en page. La réduction souhaitée sera indiquée sur chaque figure. On évitera de fournir des données chiffrées à la fois sous forme de tableaux et de graphiques. Les manuscrits qui ne seront pas présentés suivant ces normes seront renvoyés à leurs auteurs.

Un jeu d'épreuves accompagnées des illustrations est envoyé aux auteurs qui devront retourner l'ensemble après correction et indication de l'emplacement souhaité pour les figures, au plus tard dans un délai de dix jours. La société offre gratuitement 25 tirés à part. Les auteurs qui en désirent davantage joindront un bon de commande en retournant leurs épreuves. Ils régleront la facture directement à l'imprimeur. Les analyses d'ouvrages, nouvelles et les rubriques « Activités de la Société » ne peuvent être fournies sous la forme de tirés à part.

Les membres de la Société peuvent publier dans le Bulletin des travaux originaux, et des mises au point sur des sujets se rapportant aux divers domaines de l'écologie générale et appliquée. Les manuscrits doivent être envoyés soit au Secrétaire du Bulletin, soit de préférence à un membre du Conseil de la spécialité choisie (cf. page de couverture la liste des membres du conseil et leurs spécialités) qui, après lecture, fera parvenir le manuscrit au Secrétaire du Bulletin. Les analyses d'ouvrages ou d'articles de revues suffisamment importants seront également les bienvenus. Dans ce dernier cas il est recommandé de prendre contact au préalable avec le Secrétaire du Bulletin pour éviter les doubles emplois.

TARIF ABONNEMENT 1979

FRANCE :		
Abonnement particulier	membre	150 F
Abonnement Collectivité		250 F
ETRANGER :		
Abonnement particulier		200 F
Abonnement Collectivité		270 F
Cotisation simple (sans abonnement au bulletin)		40 F

Les pays suivants sont assimilés à la France : Belgique, Luxembourg, Suisse et Italie.

Le Conseil qui s'est réuni le 18 novembre, tient à faire remarquer que les réajustements proposés sont absolument indispensables dans les conditions économiques actuelles. Il n'en demeure pas moins que le *Bulletin d'Ecologie* reste certainement le périodique français d'écologie le meilleur marché.

IMPORTANT

Toutes les cotisations doivent, désormais, être payées directement et de façon impersonnelle à M. le Trésorier de la Société d'Ecologie, et adressées à :

Monsieur le Trésorier de la Société d'Ecologie
S/Couvert de M. le Secrétaire général
4, avenue du Petit Château
F 91800 BRUNOY

Ceci, afin de tenir à jour correctement le fichier. Le Secrétaire général enverra au trésorier les chèques et les rectifications à faire au fichier de façon à lui faciliter la tâche.

16 NOV 1979